

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E ENGENHARIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO**

**GEOVANA POTON ARCOBELI COLA**

**RECONHECIMENTO PARENTAL E PLASTICIDADE  
FENOTÍPICA EM DUAS CULTIVARES DE MILHO EM  
RESPOSTA À COMPETIÇÃO INTRAESPECÍFICA**

**ALEGRE, ES**

**2017**

**GEOVANA POTON ARCOBELI COLA**

**RECONHECIMENTO PARENTAL E PLASTICIDADE  
FENOTÍPICA EM DUAS CULTIVARES DE MILHO EM  
RESPOSTA À COMPETIÇÃO INTRAESPECÍFICA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito para obtenção do título de Doutora em Genética e Melhoramento.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Cezar Cavatte.

**ALEGRE, ES**

**2017**


GEOVANA POTON ARCOBELI COLA

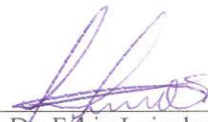
**RECONHECIMENTO PARENTAL E PLASTICIDADE  
FENOTÍPICA EM DUAS CULTIVARES DE MILHO EM  
RESPOSTA À COMPETIÇÃO INTRAESPECÍFICA**


Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito para obtenção do título de Doutora em Genética e Melhoramento.


Aprovado em 24 de Fevereiro de 2017.


**COMISSÃO EXAMINADORA**

  
Prof. Dr. José Augusto Teixeira do Amaral  
Universidade Federal do Espírito Santo

  
Prof. Dr. Fábio Luiz de Oliveira  
Universidade Federal do Espírito Santo

  
Prof. Dr. Mário Luís Garbin  
Universidade Vila Velha

  
Prof. Dra. Taís Cristina Bastos Soares  
Universidade Federal do Espírito Santo

  
Prof. Dr. Paulo César Cavatte  
Universidade Federal do Espírito Santo  
(Orientador)

Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP)  
(Biblioteca Setorial de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)

---

C682r Cola, Geovana Poton Arcobeli, 1988-  
Reconhecimento parental e plasticidade fenotípica em duas  
cultivares de milho em resposta à competição intraespecífica /  
Geovana Poton Arcobeli Cola. – 2017.  
61 f. : il.

Orientador: Paulo Cezar Cavatte.

Coorientador: José Augusto Teixeira do Amaral.

Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) – Universidade  
Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias e Engenharias.

1. Plantas - Melhoramento Genético. 2. Genética vegetal. 3. Milho.  
I. Cavatte, Paulo Cezar. II. Amaral, José Augusto Teixeira do. III.  
Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Agrárias e  
Engenharias. IV. Título.

CDU:631.523

---

*Aos meus amados pais, Ivo Antônio Arcobeli Cola  
Ana Poton Arcobeli Cola, meus exemplos de vida,  
sabedoria e valores.*

***DEDICO ESTE TRABALHO***

***“Deus não escolhe os capacitados  
capacita os escolhidos”.***

***(Autor desconhecido)***

## AGRADECIMENTOS

A Deus por sempre se fazer presente em minha vida e por me proporcionar a oportunidade de crescimento pessoal e profissional através da experiência adquirida em mais uma importante etapa em minha vida.

Aos meus pais, Ivo e Ana, pelo amor, pelas palavras sábias na hora do desespero, pelas orações, pela ajuda no desenvolvimento deste trabalho e por nunca deixaram de me apoiar e me incentivar em todas as etapas da minha vida.

As minhas irmãs Marília e Nazaré, aos meus cunhados José Maria e Carlos Eduardo, e em especial ao meu sobrinho Lucas, pelo amor incondicional, pelo apoio, pela força, pela dedicação e pela compreensão em todos os momentos.

À República “Jujubinhas” e minhas primas, pela convivência e momentos compartilhados.

À Universidade Federal do Espírito Santo, especialmente ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento pela oportunidade de realizar o curso.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Professor Dr. Paulo Cezar Cavatte, não apenas pela orientação, mas pelas oportunidades oferecidas durante esses anos, pela atenção, paciência, amizade, ensinamento e pelo exemplo de pessoa, profissionalismo e dedicação.

Aos meus coorientadores Dr. José Augusto Teixeira do Amaral (“Prof. Turi”) e Leandro Pin Dalvi que participaram do desenvolvimento da pesquisa. Muito obrigado pelos conselhos e conversas incentivadoras (“Turi”) e pela ajuda com a parte essencial para a realização desse trabalho, as sementes (“Prof. Leandro”).

A Todos os integrantes, ex-integrantes e amigos do grupo de “Ecofisiologia”, em especial a Vinícius (“Vini”), Débora, Larrisa, Thales, Amanda (“Perinha”), Jéssica, Flávia,

Dinoráh (“Pérez”) e Lindomar pela ajuda durante a realização desse trabalho, pelos momentos descontraídos e pela amizade.

Aos Amigos do Laboratório de Botânica e a professora Coordenadora Tatiana Garrijo, pelo convívio agradável.

Agradeço a Deus pelos meus amigos especiais: Liana, Vinícius, Rafael e Ludymila, sempre presentes, dispostos, verdadeiros e conselheiros.

Ao Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia (NEDETEC/UFES), pela disponibilidade de espaço para realização de parte desse trabalho e as novas amizades conquistadas durante esse período.

À Banca Examinadora, pelas importantes contribuições e sugestões que serão apresentadas para a melhoria deste trabalho e também pela disponibilidade.

A todos os meus professores, com quem tive a oportunidade de estar durante todo esse curso, pelos ensinamentos e conhecimentos transmitidos.

Ao funcionário Isaías, “Seu Isaías”, Tias da limpeza, Técnicos dos Laboratórios, por onde passei durante a realização das minhas análises.

A secretária Sabrina, sempre prestativa e carismática.

Enfim, agradeço a todos os colegas do curso, pela força e apoio e a todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização desse trabalho ou com quem compartilhei algum momento durante esse curso.

Muito Obrigado, todos tiveram uma grande importância nessa conquista!



## **BIOGRAFIA**

GEOVANA POTON ARCOBELI COLA, filha de Ivo Antônio Arcobeli Cola e Ana Poton Arcobeli Cola, nasceu em 03 de outubro de 1988, na Cidade de Guarapari, Estado do Espírito Santo. Em 2007, ingressou no curso de Bacharel em Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Alegre, vindo a se graduar em dezembro de 2009, recebendo o título de Bacharel em Biologia. Em agosto de 2010, ingressou no curso de Pós-Graduação Lato Sensu em Agroecologia do Instituto Federal do Espírito Santo, Campus-Alegre, vindo a se especializar em Agroecologia em agosto de 2011, recebendo o título de especialista em Agroecologia. Em 2011, ingressou no curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Espírito Santo (CCA–UFES), hoje, Centro de Ciências Agrárias e Engenharias (CCAUE-UFES), recebendo o título de Mestre em Produção Vegetal. Em 2012, ingressou no Programa Especial de Formação Pedagógica-Licenciatura Plena em Ciências Biológicas da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Alegre, vindo a concluí-lo em novembro de 2013, recebendo o título de Licenciada em Ciências Biológicas. Em Março de 2013, ingressou no curso de Doutorado do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento do CCAUE-UFES, submetendo-se à defesa de Doutorado em 24 de fevereiro de 2017.

## RESUMO

Os cultivos agrícolas são normalmente estabelecidos em sistema de monocultivo, sob adequada disponibilidade hídrica e nutricional, manejo intensivo de plantas daninhas e elevada densidade de plantas altamente relacionadas, como forma de obtenção de altos rendimentos. Essas condições podem ter potencializado a capacidade de reconhecimento parental em plantas cultivadas. Diante do exposto, o objetivo desse trabalho foi avaliar a capacidade de reconhecimento parental e a plasticidade fenotípica em duas cultivares de milho (*Zea mays* L.) em resposta à competição intraespecífica. Para tal, dois genótipos de milho contratantes quanto ao grau de domesticação ('Híbrido' e 'Crioula'), foram cultivadas com plantas vizinhas de diferentes graus de parentesco [tratamento entre indivíduos meio-irmão, da população e estranhos (entre cultivares)] e tiveram o crescimento e características morfológicas, fisiológicas e bioquímicas avaliadas. A cultivar "Híbrido" apresentou um comportamento de reconhecimento parental evitando a competição entre plantas que compartilham algum grau de parentesco, enquanto sob competição com vizinho estranhos respondeu a competição, alterando o padrão de alocação de biomassa, apresentando maior alocação às raízes em comparação a colmo e folha. Um menor investimento também foi observado em estruturas morfológicas, como altura e, uma maior concentração de clorofila a e total foi observada para a cultivar 'Híbrido', quando sob competição com indivíduos estranhos. A cultivar 'Crioula' por sua vez, apresentou um mesmo padrão de alocação de biomassa, estruturas morfológicas e fisiológicas entre os tratamentos. Para as variáveis bioquímicas, quando sob competição com indivíduos meio-irmão e da população, as plantas da cultivar 'Crioula' mostraram investir recursos para produção de metabólitos secundários, sugerindo que as respostas de reconhecimento de identidade em espécies de culturas não melhoradas podem envolver alterações metabólicas na planta. Logo, a cultivar 'Crioula' apresentou baixa plasticidade fenotípica em atributos de crescimento, morfológico e fisiológicos em relação à competição intraespecífica e a cultivar 'Híbrido', em função da maior capacidade de reconhecimento parental, apresentou maior plasticidade fenotípica em atributos relacionados ao crescimento e morfologia.

**Palavras-chave:** Plantas, Melhoramento genético, Genética vegetal, Milho

## ABSTRACT

Agricultural crops are normally established in monocultures, with proper distribution of water and nutrients, intensive weed managing and a high number of closely related plants, as a way of obtaining higher yields. Such conditions may have increased the capacity of kin recognition in cultivated plants. In view of the above, the aim of this study was to evaluate the kin recognition capacity and the phenotypic plasticity in two maize cultivars (*Zea mays* L.) in response to the intraspecific competition. For that purpose, two contrasting maize genotypes in terms of levels of domestication ('Híbrido' and 'Crioula') were cultivated with neighboring plants of different degrees of kinship [treatment between half-sibling, population and strangers (between cultivars)] for an evaluation of their growth and morphological, physiological and biochemical characteristics. The "Híbrido" cultivar presented kin recognition behavior, avoiding competition between related plants, nevertheless presenting competitive behavior when submitted to competition with non-related neighbors, altering its pattern of biomass allocation, presenting greater allocation to the roots in comparison to culm and leaf. A lower investment was also observed in morphological structures such as height and, a higher concentration of chlorophyll a and total was observed for "Híbrido" cultivar, when under competition with strangers individuals. The "Crioula" cultivar, on the other hand, presented the same pattern of biomass allocation, morphological structures and physiological between different treatments. For biochemical variables, when under competition with half-sibling individuals and the population, the plants of the cultivar 'Crioula' showed to invest resources for the production of secondary metabolites, suggesting that identity recognition responses on species of unimproved crops may involve metabolic changes in the plant. Therefore, the cultivar 'Crioula' presented low phenotypic plasticity in growth, morphological and physiological attributes in relation to intraspecific competition. Physiological and Growth characteristics were not affected by kin recognition for the 'Crioula' cultivar, which showed low phenotypic plasticity in the competition among individuals intraspecific. Due to its higher kin recognition capacity, the "Híbrido" cultivar presented more elevated phenotypic plasticity in attributes related to growth and morphology.

**Keywords:** Plants, Genetic improvement, Plant genetics, Maize

## LISTA DE ABREVIATURAS E UNIDADES

$A$  = Taxa de assimilação líquida de carbono ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )

$A/g_s$  = eficiência intrínseca do uso da água [ $\mu\text{mol CO}_2 (\text{mol H}_2\text{O})^{-1}$ ]

$AFE$  = Área foliar específica ( $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$ )

$AFT$  = Área foliar total ( $\text{cm}^2$ )

$AFU$  = Área foliar unitária ( $\text{cm}^2$ )

$ALT$  = Altura (cm)

$ABCD$  = Plantas em quadrícula

$CAR$  = Carotenoides ( $\text{g kg}^{-1}$ )

$CF$  = Comprimento da folha (cm)

$CL_a$  = Clorofila a ( $\text{g kg}^{-1}$ )

$CL_b$  = Clorofila b ( $\text{g kg}^{-1}$ )

$CL_{total}$  = Clorofila Total ( $\text{g kg}^{-1}$ )

$COV$  = Compostos orgânicos voláteis

$DC$  = Diâmetro da base do colmo (mm)

$E$  = Taxa de transpiração ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )

$FMC$  = Fração de massa seca da planta alocada em colmo ( $\text{g g}^{-1}$ )

$FMF$  = Fração de massa seca da planta alocada em folha ( $\text{g g}^{-1}$ )

$FMR$  = Fração de massa seca da planta alocada em raiz ( $\text{g g}^{-1}$ )

FSI = Fotossistema I

FSII = Fotossistema II

FST = Fenóis solúveis totais ( $\text{g kg}^{-1}$ )

Ftotal = Fitocromos totais

Fv = Fitocromo na forma inativa

Fve = Fitocromo na forma ativa

$g_s$  = Condutância estomática ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

LF = Largura da folha (cm)

MC = Milho Crioula Palha Roxa

MH = Milho Híbrido DKB

MST = Massa seca total (g)

PA = Planta alvo

PV = Planta vizinha

RAF = Razão de área foliar ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ )

RFA = Radiação fotossinteticamente ativa

TE = Tratamento estranho

TM = Tratamento meio-irmão

TP = Tratamento população

TTE = Taxa de transporte de elétrons ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

V = Comprimento de onda no vermelho

$\lambda_D$  = Comprimento de onda no vermelho distante

$\Phi_{FSII}$  = Rendimento quântico do transporte de elétrons

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>17</b>
<b>2 REVISÃO DE LITERATURA.....</b>	<b>20</b>
2.1 Comportamento competitivo entre plantas.....	20
2.2 Mecanismos envolvidos no reconhecimento da competição.....	21
2.2.1 Qualidade da radiação .....	21
2.2.2 Disponibilidade nutricional .....	22
2.2.3 Exsudados Radiculares .....	23
2.2.4 Compostos orgânicos voláteis .....	25
2.3 Competição entre vizinhos geneticamente relacionados .....	26
<b>3 MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>29</b>
3.1 Material Vegetal .....	29
3.2 Coleta das sementes.....	30
3.3 Condição de germinação e crescimento .....	30
3.4 Desenho experimental .....	31
3.5 Análise de crescimento.....	34
3.5.1 Variáveis morfofisiológicas.....	34
3.5.2 Variáveis de partição de biomassa.....	35
3.6 Parâmetros de trocas gasosas e fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	35
3.7 Análises bioquímicas.....	36
3.7.1 Concentração de clorofilas e carotenoides .....	36
3.7.2 Concentração de fenóis solúveis totais.....	36
3.8 Análises estatística.....	37
<b>4 RESULTADOS E DISCUSSÃO .....</b>	<b>38</b>
4.1 Análise de crescimento e partição de biomassa.....	38
4.1.1 Cultivar MH.....	38
4.1.2 Cultivar MC.....	41
4.2 Variáveis morfofisiológicas.....	42
4.2.1 Cultivar MH.....	42
4.2.2 Cultivar MC .....	44
4.3 Parâmetros de trocas gasosas e fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	45
4.3.1 Cultivar MH.....	45

4.3.2 Cultivar MC.....	47
4.4 Variáveis bioquímicas .....	48
4.4.1 Cultivar MH.....	48
4.4.2 Cultivar MC.....	50
<b>5 CONCLUSÕES GERAIS .....</b>	<b>52</b>
<b>6 REFERÊNCIAS .....</b>	<b>53</b>



## 1 INTRODUÇÃO GERAL

No ambiente natural as plantas vivem uma verdadeira “guerra” competitiva para garantir a captura de recursos, principalmente, luz, água e nutrientes. Esses recursos, extremamente disputados, estão diretamente associados com o crescimento e desempenho reprodutivo do vegetal (BIERNASKIE, 2011). Nesse cenário, os indivíduos que exibem maior plasticidade no desenvolvimento de fenótipos com maior capacidade de absorver e utilizar os recursos limitantes, serão considerados como os competidores mais bem sucedidos e, potencialmente, os maiores produtores de sementes, assegurando a propagação da sua espécie (FILE et al., 2011; MURPHY et al., 2017). Assim, a competição tem sido reconhecida como um importante fator que influencia a diversidade e abundância das espécies em ambientes naturais, bem como, os rendimentos potenciais em sistemas agrícolas (NOVOPLANSKY, 2009; PIERIK et al., 2013).

As plantas são organismos complexos, capazes de responderem à presença de outras plantas e se moldarem as constantes mudanças ambientais (NOVOPLANSKY, 2009). A relação de proximidade entre plantas, resulta em uma interação que pode ser estabelecida por vizinhos pertencentes a mesma espécie (intraespecífica), ou entre espécies diferentes (interespecíficas). Interações intraespecíficas poderão ser estabelecidas entre indivíduos altamente relacionados geneticamente (clones e meio-irmão) ou menos relacionados (indivíduos de uma mesma população). O grau de relacionamento genético entre os indivíduos poderá interferir na plasticidade fenotípica em resposta à competição (CHEN et al., 2012; FILE et al., 2011, MURPHY et al., 2017).

O termo “auto” reconhecimento, foi cunhado para descrever a capacidade de órgãos individuais responderem a presença de outros órgãos, geneticamente e fisiologicamente, relacionados. Enquanto o termo “não-auto” reconhecimento, é utilizado para descrever a capacidade de órgãos individuais responderem a outros não relacionados geneticamente ou de plantas do mesmo genótipo, mas de origem materna diferente (NOVOPLANSKY, 2009; BIERNASKIE, 2011). Assim, a capacidade de reconhecimento entre as plantas, tem sido sugerida como dependente da identidade genética dos vizinhos, que associada às condições do ambiente, poderá ser diferenciada, de acordo com as relações de parentesco. A capacidade de identificar a proximidade genética do seu vizinho competidor, poderá levar a planta a reagir de forma, mais ou menos agressiva contra um parente próximo (NOVOPLANSKY, 2009; MURPHY e DUDLEY, 2009).

A hipótese de seleção de parentesco, postula que indivíduos que compartilham da mesma origem genética materna que, portanto são altamente relacionados geneticamente, quando sob competição, se beneficiarão com o desenvolvimento de fenótipos que terão menor capacidade competitiva, permitindo a coexistência de ambos os indivíduos. Isso porque, qualquer característica que beneficie um dos indivíduos em interação, será selecionada, desde que o benefício para a população seja maior que o custo para o indivíduo exibir a característica (HAMILTON, 1964; DUDLEY et al., 2013, MURPHY et al., 2017). No entanto, a hipótese alternativa, hipótese de partilhamento de recursos, descreve que a competição entre plantas será maior se ocorrer entre vizinhos geneticamente relacionados. Normalmente, plantas geneticamente relacionadas, também apresentam semelhanças fenotípicas e, portanto, são mais propensas a competirem por um mesmo, determinado recurso limitante. Assim, o impacto negativo da competição será diretamente proporcional ao grau de proximidade genética (YOUNG, 1981; BERNASKIE, 2011; FILE et al., 2011).

A capacidade de reconhecimento de parentesco tem sido observado em várias espécies de plantas, baseada em respostas associadas com o crescimento (MARLER, 2013), alocação de biomassa (DUDLEY e FILE, 2007; BERNASKIE, 2011, MURPHY et al., 2017) e morfologia (MURPHY e DUDLEY, 2009; BIEDRZYCKI et al., 2010). Evidências empíricas sugerem que a liberação de exsudato radiculares no solo (MAHALL e CALLAWAY, 1992; LI et al., 2007; MOMMER et al., 2010) e de compostos orgânicos voláteis (COV) pelas folhas (NINKOVIC, 2003; KARBAN et al., 2013), além da percepção da variação na qualidade da luz (CREPY e CASAL, 2014), sejam os principais mecanismos mediadores de reconhecimento entre as plantas.

Os estudos da capacidade de reconhecimento de parentesco têm-se centrado em espécies de ocorrência natural, para as quais abordagens científicas demonstraram que esse comportamento tem influenciado no estabelecimento de espécies e comunidades (MILLA, et al, 2009; DE KROON et al., 2012). Nos estudos com espécies de ocorrência natural, as plantas demonstraram a capacidade de detectarem seus vizinhos por meio das raízes e responderem de várias maneiras. Além do esgotamento dos recursos, as raízes vizinhas podem liberar exsudados radiculares, que afetam o crescimento das plantas. As diferentes relações genéticas entre as plantas vizinhas, demonstraram alterar a coordenação fisiológica entre raízes e conseqüentemente o crescimento e distribuição espacial das raízes, assim como o desenvolvimento da planta como um todo (SEMCHENKO et al., 2007; SEMCHENKO et al., 2010; BERNASKIE, 2011; MILLA,

et al, 2012). Contudo, essa capacidade também pode ser verificada em algumas espécies de plantas cultivadas (FANG et al., 2011; 2013; ZHU e ZHANG, 2013). Embora interessante, estes estudos fornecem uma primeira análise da capacidade de reconhecimento de identidade em espécies cultivadas.

Os cultivos agrícolas, principalmente de culturas anuais, são cultivadas normalmente em sistemas de monocultivo. Para a obtenção de altos rendimentos, os cultivos são estabelecidos sob adequada disponibilidade hídrica e nutricional, manejo intensivo de plantas daninhas e elevada densidade de plantas altamente relacionadas (MURPHY et al., 2017). Essas condições podem ter potencializado a capacidade de reconhecimento parental nas plantas cultivadas em detrimento da capacidade de muitas plantas de ocorrência natural. Entretanto, o melhoramento genético pode ter interferido nas relações de reconhecimento parental, selecionando e fixando características que beneficiem os vizinhos, independente do grau de parentesco (BIEDRZYCKI et al., 2010).

O exemplo mais notório do efeito empírico do melhoramento genético sobre a capacidade de reconhecimento de parentesco, foi a seleção de plantas que apresentam menor estatura e auto rendimento quando cultivadas em sistemas adensados e, portanto, com limitação de radiação devido ao alto sombreamento. Nesse caso, a planta alocará uma menor proporção dos fotoassimilados disponíveis para suprir o crescimento do caule, como consequência, uma maior proporção de fotoassimilados poderá ser alocada para a produção de órgãos de interesse econômico (WEINER, 2003; KIERS e DENISON, 2014; MURPHY et al., 2017). Se as plantas cultivadas possuem um sistema de reconhecimento que as permitem diferenciar seus vizinhos de acordo com o grau de parentesco, então as plantas exibirão fenótipos menos competitivos, somente na presença de vizinhos mais relacionados (FILE, et al., 2011; KIERS e DENISON, 2014).

Diante do exposto, o objetivo desse trabalho foi avaliar a capacidade de reconhecimento parental por meio da plasticidade fenotípica em dois genótipos de milho (*Zea mays*), contrastantes quanto ao grau de domesticação ('Híbrido' e 'Crioula'), em resposta à competição intraespecífica. As hipóteses deste trabalho são: (i) A cultivar 'Híbrido' apresentará maior capacidade de reconhecimento parental, diminuindo gastos metabólicos com as interações competitivas entre plantas geneticamente relacionadas; (ii) a cultivar 'Crioula', apresentará capacidade de reconhecimento dos vizinhos, porém investirá na competição independente do grau de parentesco; (iii) Em função da maior capacidade de reconhecimento parental, a cultivar 'Híbrido' apresentará maior plasticidade fenotípica em relação a cultivar 'Crioula'.

## 2 REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1 Comportamento competitivo entre plantas

As plantas são seres complexos com capacidade de responder de forma plástica à uma grande quantidade de sinais que reconhecem no ambiente. Algumas dessas respostas estão relacionadas com interações biológicas, tais como a competição, onde o valor adaptativo de qualquer resposta, depende do comportamento de outros indivíduos (DUDLEY e FILE, 2007). As plantas também são capazes de reconhecer seus potenciais competidores com base na distribuição espacial e temporal dos recursos essenciais (luz, água e nutrientes), e por meio de processos químicos, envolvendo confrontos acima e abaixo do solo. Modificações, como alongamento da parte aérea e ângulos foliares mais eretos em resposta à sombra, são as alterações mais conhecidas na competição acima do solo (DE WIT et al., 2012). Já a competição abaixo do solo, envolve investimentos em raízes secundárias e aumento da elongação de raízes, em resposta à competição por recursos hídricos e nutrientes, ou à inibição por meio de compostos químicos, como liberação de exsudados radiculares ou substâncias alelopáticas (SACHS, 2005).

Sob competição, as plantas poderão apresentar alterações fenotípicas que maximizem sua performance sob condições desfavoráveis. As respostas fisiológicas à competição poderão ser traduzidas em, aumento da capacidade de sobrevivência e da aquisição de recursos, isso poderá ocorrer principalmente sob condições de sombreamento (VALLADARES e NIINEMETS, 2008) e limitações hídricas (GARAUA et al., 2008). A tolerância à sombra está associada com mecanismos morfofisiológicos que promovem o aumento da eficiência na utilização da radiação e aumento da fotossíntese líquida (CRAINE e REICH, 2005; VALLADARES e NIINEMETS, 2008). Do mesmo modo, a tolerância à seca envolve modificações fisiológicas que promovem o aumento da eficiência no uso da água e minimizam a necessidade de investimentos no alongamento e proliferação de raízes (GARAUA et al., 2008). Portanto, a tolerância às condições limitantes pode promover um aumento do desempenho do vegetal, de forma que os investimentos sejam direcionados para funções fisiológicas mais promissoras, de acordo com a condição ambiental (NOVOPLANSKY, 2009).

As interações competitivas entre plantas têm se mostrado tão sofisticadas que as plantas parecem possuir um sistema de percepção seletivo, o qual as permitem diferenciar entre informações significantes e não significantes. Assim, uma resposta competitiva

otimizada será direcionada ao alvo correto, evitando desperdício na alocação de recursos para competir com ela mesma, com parentes ou com competidores superiores (NOVOPLANSKY, 2009). Os estudos que investigam o comportamento competitivo de plantas têm verificado que as raízes parecem ser o principal órgão com capacidade de percepção, uma vez que são órgãos que apresentam uma estrutura altamente plástica, tornando-as extremamente flexíveis na detecção das condições do ambiente e no desenvolvimento de respostas adaptativas, que resulta da seleção (HODGE, 2009).

As raízes de plantas, além de detectar sinais ambientais relacionados a variação das condições do solo (HODGE, 2009), também podem detectar a presença de plantas vizinhas (FALIK et al., 2006; 2003). Dependendo da espécie, as respostas podem ser relacionadas com o aumento no crescimento das raízes em relação aos vizinhos, aumentando assim as interações competitivas. Respostas divergentes também poderá ocorrer, onde as plantas podem segregar suas raízes para longe dos vizinhos (CHEN et al., 2012). As raízes também participam da comunicação com outras raízes via liberação de exsudatos (BAIS et al., 2006). Dessa forma, a hipótese que se tinha sobre as plantas, como seres sésseis, capazes apenas de absorver água, luz e captar nutrientes, abre espaço para a demonstração de um organismos extremamente complexo, que pode variar suas taxas de mudanças, não apenas, de forma que favoreça a captação de recursos, mas também de forma a desenvolver mecanismos que as permitam decidir se evitam ou confrontam seus vizinhos (HODGE, 2009).

## 2.2 Mecanismos envolvidos no reconhecimento da competição

### 2.2.1 Qualidade da radiação

A radiação é um fator fundamental para as plantas, agindo direta ou indiretamente na regulação do seu crescimento e desenvolvimento (PIERIK et al., 2013). As respostas das plantas não dependem exclusivamente da quantidade de luz, mas também da variação na qualidade (MACEDO et al. 2011). Em ambientes adensados, a competição por radiação é um fator que predomina durante todo desenvolvimento da planta até a fase reprodutiva. A habilidade das plantas em ajustar seu desenvolvimento em resposta ao sombreamento, requer mecanismos fotomorfogenéticos inerentes às condições de radiação disponível. As folhas que recobrem uma vegetação, por exemplo, funcionam como um filtro para os raios solares, e os comprimentos de onda que alcançam as camadas

inferiores da vegetação possuem baixos níveis energéticos, prevalecendo menores proporções de luz no comprimento de onda no vermelho/vermelho distante (V/VD), pois a quantidade de clorofila, presente nas folhas, absorve seletivamente a luz no comprimento de onda no vermelho (V), enquanto transmite a luz no comprimento de onda no vermelho distante (VD), parâmetro comumente utilizado para descrever a qualidade da luz nos ambientes naturais (FRANKLIN, 2008; CHEN et al., 2012).

Os fotorreceptores, são os responsáveis pela percepção das características da radiação que chegam sob o dossel e por programar as respostas fotomorfogenéticas. Nesse caso, o fitocromo é o principal indicador do grau de sombreamento de uma planta por outras (CREPY e CASAL, 2014). Com o aumento do sombreamento, os valores de V/VD decrescem, promovendo a fotoconversão do fitocromo na forma ativa (F<sub>ve</sub>) para forma inativa (F<sub>v</sub>), e, conseqüentemente, a relação  $F_{ve}/F_v + F_{ve}$  será baixa. Como resposta ao sombreamento e ao decréscimo nas relações  $F_{ve}/F_v + F_{ve}$ , é possível observar nas plantas o alongamento do hipocótilo ou dos entrenós (estiolamento) e o decréscimo na síntese de clorofilas. A estratégia de aumentar o crescimento vertical do caule tem como objetivo, nas plantas de sol, escapar do sombreamento promovido pelas plantas vizinhas, para expor as suas folhas a uma condição de maior quantidade de radiação, presente em camadas superiores da vegetação (FRANKLIN, 2008; DE WIT et al., 2012; CREPY e CASAL, 2014).

### 2.2.2 Disponibilidade nutricional

A competição abaixo do solo, na maioria das vezes, leva a planta a investir relativamente mais em raízes, em detrimento de estruturas da parte aérea, para promover a absorção de água e nutrientes (POORTER et al., 2012). Quando uma planta individual encontra-se em um ambiente com distribuição heterogênea de nutrientes, a capacidade de proliferar suas raízes para manchas de solos mais férteis torna-se um comportamento, particularmente vantajoso para a planta. Uma vez que a planta que experimenta ocupar essa mancha rica em nutrientes, irá antecipar-se na aquisição dos recursos disponíveis, ao passo que, levando vantagem competitiva de proliferação de seu sistema radicular, a um baixo custo de carbono em relação as outras plantas, que terão que confrontar com o sistema radicular da planta já estabelecido (HODGE, 2009; MMOMMER et al., 2011). Entretanto, alguns mecanismos utilizados pelas plantas, que permitem a sinalização dos

níveis nutricionais do solo e a absorção de nutrientes são mediados por proteínas transportadoras específicas localizadas na membrana plasmática.

Proteínas transportadoras de nitrato, amônio e fosfato, estão envolvidas na sinalização das plantas em resposta as variações nutricionais do solo (HO e TSAY, 2010). No entanto, para amônio e fosfato, os mecanismos não são bem esclarecidos. Os transportadores de amônio, envolvidos com os mecanismos de sinalização pertencem à família gênica AMT (Ammonium Transporter) (MAATHUIS, 2009; ABEL, 2011). Para fosfato, a sinalização local, parece envolver transceptores (PHR1), que atuam como receptor em baixa concentração, ou como transportador em alta concentração. Entretanto, o mecanismo preciso do reconhecimento do fosfato local, não é totalmente esclarecido, mas parece envolver a interação entre a homeostase de fosfato e ferro. Assim, parece que, além de sinalizar nutrientes específicos, os sistemas de sinalização para fosfato, também podem integrar com outros nutrientes (ABEL, 2011).

Assim como para amônio, o nitrato é transportado por uma família gênica específica, a NRT (Nitrate Transporter). Alguns trabalhos, verificaram que o transportador de nitrato NRT1.1, pode apresentar dupla afinidade. Além de transportador, esta molécula atua também como um receptor, e foi a primeira proteína transceptora identificada em plantas (LIU e TSAY, 2003; HO et al., 2009). O transportador de nitrato NRT1.1, pode também atuar transportando auxina (HO e TSAY, 2010), e outros sinais para vários alvos moleculares, incluindo o gene *Arabidopsis* Nitrate Regulated 1 (ANR1), que codifica o fator de transcrição MADbox [CC(A/T)6GG]. O controle mediado por NRT1.1, no transporte de auxina e a regulação da expressão de ANR1, constituem uma via de sinalização fundamental para a plasticidade radicular em solos heterogêneos e tem uma grande importância na competição por nitrato, como foi descoberto em *Arabidopsis thaliana* (ZHANG e FORDE, 1998; HODGE, 2004; KROUK et al., 2010).

### 2.2.3 Exsudados Radiculares

Exsudatos radiculares de plantas podem inibir ou beneficiar o crescimento da raiz. Em sua maioria, são excretados por pelos radiculares e incluem milhares de substâncias diferentes, amplamente classificadas como açúcares solúveis, aminoácidos, ácidos orgânicos, ácidos graxos, esteróis, proteínas, dentre outros (BAIS et al., 2003; DENNIS et al., 2010). Normalmente, as plantas não secretam apenas uma substância, mas uma

mistura de moléculas sinalizadoras (MICALLEF et al., 2009), ou grandes quantidades, altamente específica (GAO et al., 2009).

As interações entre raízes podem ser mais complexas do que uma simples competição por um recurso limitante, podendo envolver a liberação de substâncias que inibem o crescimento de outros sistemas radiculares. Considerando as espécies *Ambrosia dumosa* (Asteraceae) e *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae), as raízes quando crescendo em contato, em meio gelatinoso, apresentaram características individuais sobre o alongamento radicular. As raízes de *L. tridentata* e *A. dumosa* inibiram o alongamento das raízes da própria espécie. Entretanto, após ser acrescentado ao meio gelatinoso carvão ativo, que tem o poder de absorção de substâncias químicas, com o objetivo de investigar a presença de substâncias inibidoras do alongamento radicular, observou-se uma diminuição significativa na inibição do alongamento de raízes vizinhas de *L. tridentata*, mas não teve efeito sobre as raízes de *A. dumosa*. Estes resultados mostraram que a interação entre raízes envolvem a liberação de substâncias inibitórias que podem ser altamente específicas (MAHALL e CALLAWAY, 1992).

A proliferação radicular na presença de outras raízes estranhas, foi observada na interação interespecífica de *Anthoxanthum odoratum* (Poaceae) com outras três espécies [*Festuca rubra* L. (Poaceae); *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae) e *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae)]. Nesse estudo, foram avaliadas as diferenças de distribuição vertical das raízes, para as quatro espécies, e, se essas diferenças foram mais pronunciadas em monocultivos ou policultivos, levando à segregação vertical dos sistemas radiculares das diferentes espécies. Todas as espécies apresentaram maior desenvolvimento do sistema radicular, medido em termos de biomassa, quando crescendo em policultivos. Entre os tratamentos, o sistema radicular de *A. odoratum*, na presença das outras espécies, foi o que mais se destacou, por apresentar maior biomassa, e apresentar crescimento em direção ao sistema radicular das outras espécies, independente do estado nutricional do substrato (MOMMER et al., 2010).

Exsudatos radiculares, também são conhecidos por estarem envolvidos no aumento da aquisição de nutrientes em ambientes com baixa disponibilidade nutricional (BIEDRZYCKI e BAIS, 2010), principalmente por meio de alterações do pH na rizosfera. Os ácidos orgânicos e as proteínas excretadas pelas raízes, por exemplo, estimulam a liberação de fosfato a partir de partículas do solo, aumentando assim sua disponibilidade (RICHARDSON et al, 2011). No entanto, plantas vizinhas também podem se beneficiar, como foi mostrado para a mobilização de fosfato pela espécie *Phaseolus bipuncactus* em



solos deficientes, o que aumentou o seu crescimento radicular, além de beneficiar as plantas de milho (*Zea mays*, Poaceae), presentes no sistema de cultivo consorciado (LI et al., 2007).

#### 2.2.4 Compostos orgânicos voláteis

As plantas produzem uma grande variedade de compostos orgânicos voláteis (COV), que variam desde pequenas moléculas, como etileno, até moléculas relativamente grande, como os compostos ricos em carbono, tais como os sesquiterpenos (HOLOPAINEN e GERSHENZON, 2010). Os COV podem ser liberados tanto acima, quanto abaixo da superfície do solo e apresentam funções variadas nos processos biológicos. O conhecimento molecular sobre como ocorre a sinalização entre plantas mediada por COV, ainda é limitado. No entanto, sabe-se que os COV estão envolvidos na defesa indireta de plantas contra o ataque de herbívoros, atuando como um “aviso de socorro”, atraindo predadores (DICKE e BALDWIN, 2010; KIERS e DENISON, 2014).

Em um experimento piloto, plantas de *Artemisia tridentata* (Asteraceae), foram avaliadas por três anos, quanto a proporção de folhas danificadas por herbívoros ao longo do crescimento, e as respostas foram comparadas quando as plantas recebiam sinais de COV de um parente mais relacionado (mesma origem materna), com plantas que recebiam sinais de um parente menos relacionado (indivíduos da amostragem de uma população de mesma espécie). As folhas selecionadas para a liberação dos COV, tinham 25% da área foliar cortada manualmente. Os resultados mostraram que as plantas responderam de forma eficaz a sinais de COV de parentes mais relacionados, reduzindo os níveis de dano da herbivoria ao longo do crescimento, do que as plantas que recebiam sinais de parentes menos relacionados (KARBAN et al., 2013).

No contexto da competição, os COV, também têm sido propostos atuando como sinais de reconhecimento das plantas vizinhas, mesmo na ausência de ataque por herbívoros (KEGGE e PIERIK, 2010). Um estudo com duas cultivares de *Hordeum vulgare* (cevada Kara e cevada Alva), cultivadas dentro de câmaras de crescimento, testou os seguintes tratamentos: exposição da cultivar Kara a COV liberados por Alva, auto exposição da cultivar Kara a seus COV e, a ausência de COV (controle). Os resultados mostram que a exposição de COV da cultivar Alva, induziram mudanças no padrão de alocação de biomassa para a cultivar Kara, promovendo o aumento de biomassa da raiz e

redução significativa da alocação de biomassa para as folhas em comparação a auto-exposição e ao controle. Os resultados mostraram que a alocação de biomassa entre raízes e parte aérea, efetivamente, pode ser influenciada pelos COV emitidos por plantas vizinhas (NINKOVIC, 2003). No entanto, para sinalização planta-planta através de COV, a distância entre plantas, assim como condições micrometeorológicas, como por exemplo fluxo de ar, devem ser estudadas para uma melhor elucidação do potencial dos COV na sinalização planta-planta durante a competição (KIERS e DENISON, 2014).

### 2.3 Competição entre vizinhos geneticamente relacionados

Em sistemas de monocultivos, principalmente de plantas anuais, as plantas interagem, frequentemente, com os vizinhos mais relacionados geneticamente, e isso pode ter favorecido a evolução para o reconhecimento de parentesco (DONOHUE, 2003). Duas hipóteses presentes na literatura descrevem o efeito do parentesco sobre o resultado da competição: a hipótese de partilhamento de recursos e a hipótese de seleção de parentesco.

A hipótese de partilhamento de recursos prevê que, dentro de uma mesma espécie, os efeitos negativos da competição sobre o crescimento e produtividade, podem ser maiores, quando ocorre entre plantas geneticamente próximas. Assim, como as plantas compartilham da mesma informação genética, elas também apresentarão fenótipos mais correlacionados e, inevitavelmente, sofrerão mais concorrência por competirem pelos mesmos recursos. Essa hipótese prevê que, na captura pelos recursos, um maior investimento será direcionado a estruturas competitivas, como caule, folhas e raízes, do que para produção de sementes (CHEPLICK e KANE, 2004; BERNASKIE, 2011; FILE et al., 2011). No entanto, quando o parentesco é inexistente entre plantas vizinhas, os fenótipos expressos serão diferentes, e os indivíduos podem expressar um comportamento egoísta individual e particular para os recursos, superando seus vizinhos e tomando uma parcela maior dos recursos, em detrimento da produtividade do grupo, resultando em um maior sucesso reprodutivo individual (YOUNG, 1981; RANKIN et al., 2007; FILE et al., 2011; BERNASKIE, 2011).

Os efeitos do partilhamento de recursos foram observados para *Triplaris purpúrea* (Poaceae), que crescendo sob competição com indivíduos da mesma família botânica, tiveram um menor desenvolvimento vegetativo e reprodutivo, apresentando menor

biomassa e números de sementes, do que, quando crescendo com indivíduos de famílias diferentes (CHEPLICK e KANE, 2004). Para *Miscanthus sinensis* (Poaceae), as plantas apresentaram um menor desempenho do sistema radicular, com inibição do seu sistema radicular, quando crescendo com indivíduos do mesmo genótipo. Na presença de genótipo estranhos o crescimento radicular foi maior, promovendo o crescimento reprodutivo (DE KROON et al., 2003).

A hipótese de seleção de parentesco, ao contrário da hipótese de partilhamento de recursos, envolve o reconhecimento entre indivíduos geneticamente próximos. Essa hipótese prevê que, a alocação de biomassa para estruturas morfológicas (altura do caule e/ou alongamento de raízes), em resposta à competição será menor entre indivíduos mais relacionados geneticamente. Como consequência, a interação entre indivíduos parentes terá um benefício para o rendimento dos cultivos. Uma vez que a maior proporção de fotoassimilados será investida em estruturas reprodutivas e não em mecanismos de competição (HAMILTON, 1964; BIERNASKIE, 2011, FILE et al., 2011). Quando as plantas vizinhas apresentam proximidade genética, como por exemplo, indivíduos meio-irmão, as plantas se beneficiarão com a produção de fenótipos menos competitivos, cooperando com seus vizinhos em benefício da população, mesmo que isso comprometa o desempenho individual da planta (DENISON et al., 2003; MARPHY et al., 2017).

A seleção de parentesco têm sido mais observada em interações entre raízes de plantas parentes, como foi observado no comportamento de *Cakile edentula* (Brassicaceae), uma planta anual, crescendo sozinha, na presença de irmão (mesma origem materna) ou estranhos (quatro plantas de origem materna diferentes, mas da mesma espécie). Nesse estudo, a alocação biomassa para as raízes aumentou quando grupos de estranhos compartilharam o mesmo vaso em comparação com grupos de irmãos, o que demonstrou que as plantas reconheceram e responderam à competição, quando crescendo com vizinhos estranhos. Sob a competição com vizinhos próximos geneticamente, as plantas não responderam à competição, o que é consistente com a hipótese de seleção de parentesco (MURPHY e DUDLEY, 2009).

O papel do reconhecimento de identidade entre plantas permitem que as plantas adaptem fenótipos competitivos em resposta à relação genética dos vizinhos. Entretanto, há evidências limitadas da existência de sistemas de reconhecimento em espécies cultivadas e se elas operam a um nível que permita a identificação de diferentes graus de parentesco genético, tanto em cultivares não melhoradas, como cultivares chamadas de “Crioulas”, que são caracterizadas por apresentar grande variabilidade genética e elevado

potencial de adaptação as condições ambientais específicas, como em cultivares modernas, que passaram por programas de melhoramento para a fixação de características que beneficiem a produção, e por isso o potencial de adaptação pode não ter evoluído durante os cultivos (ZHU e ZHANG, 2013; MARPHY et al., 2017)

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Material Vegetal

Foram utilizadas sementes de milho Crioula (MC), pertencente a cultivar Crioula Palha Roxa e sementes de milho Híbrido (MH), da cultivar DKB, da linha Dekalb desenvolvido e comercializadas pela empresa Monsanto (Figura 1).



**Figura 1:** Sementes de milho (*Zea mays*), das cultivares Milho Híbrido DKB (MH) e Milho Crioula Palha Roxa (MC).

Populações ‘Crioulas’, também conhecidas como raças locais ou *Ladrasse*, são caracterizadas por apresentar grande variabilidade genética e elevado potencial de adaptação as condições ambientais específicas. De modo geral, são menos produtivas, porém apresentam maior tolerância e/ou resistência a condições de estresses, quando comparadas com as cultivares comerciais. As plantas são caracterizadas pela sua altura, que pode variar de 3,04 a 3,21 m, com altura de inserção da espiga, de 1,79 a 1,80 m e um sistema radicular menos ramificado (CÂMARA, 2005). A cultivar DKB, é uma cultivar Híbrida de geração F1, desenvolvida pelo programa de melhoramento genético da empresa Monsanto e uma de suas principais características é precocidade dos plantios e a produtividade. As plantas são caracterizados por uma menor altura, variando de 2,34 a 2,60 m, inserção da espiga 1,22 – 1,65 m e sistema radicular bem desenvolvido (informativo DKALB, 2016).

### 3.2 Coleta das sementes

Foram marcadas 15 plantas dentro da área de cultivo, para ambas as cultivares e coletadas uma espiga de cada planta, totalizando 15 espigas por cultivar. As espigas foram debulhadas e as sementes devidamente identificadas, para que as sementes de uma espiga não se misturassem com as sementes das outras espigas. Posteriormente, as sementes foram guardadas em sacos de papel e armazenadas a 10°C, por 20 dias. As sementes foram coletadas de uma propriedade rural, localizada no município de Vargem Alta, ES.

### 3.3 Condição de germinação e crescimento

As sementes de MH e MC, foram plantadas em potes de plástico (8 x 8 cm) de capacidade de 1L. Cada pote foi padronizado com 60 furos de 25mm, utilizando um vazador de aço e revestidos com uma malha de tecido para evitar o contato físico entre raízes e permitir somente, a troca de exsudados radiculares entre raízes (Figura 2A, B).



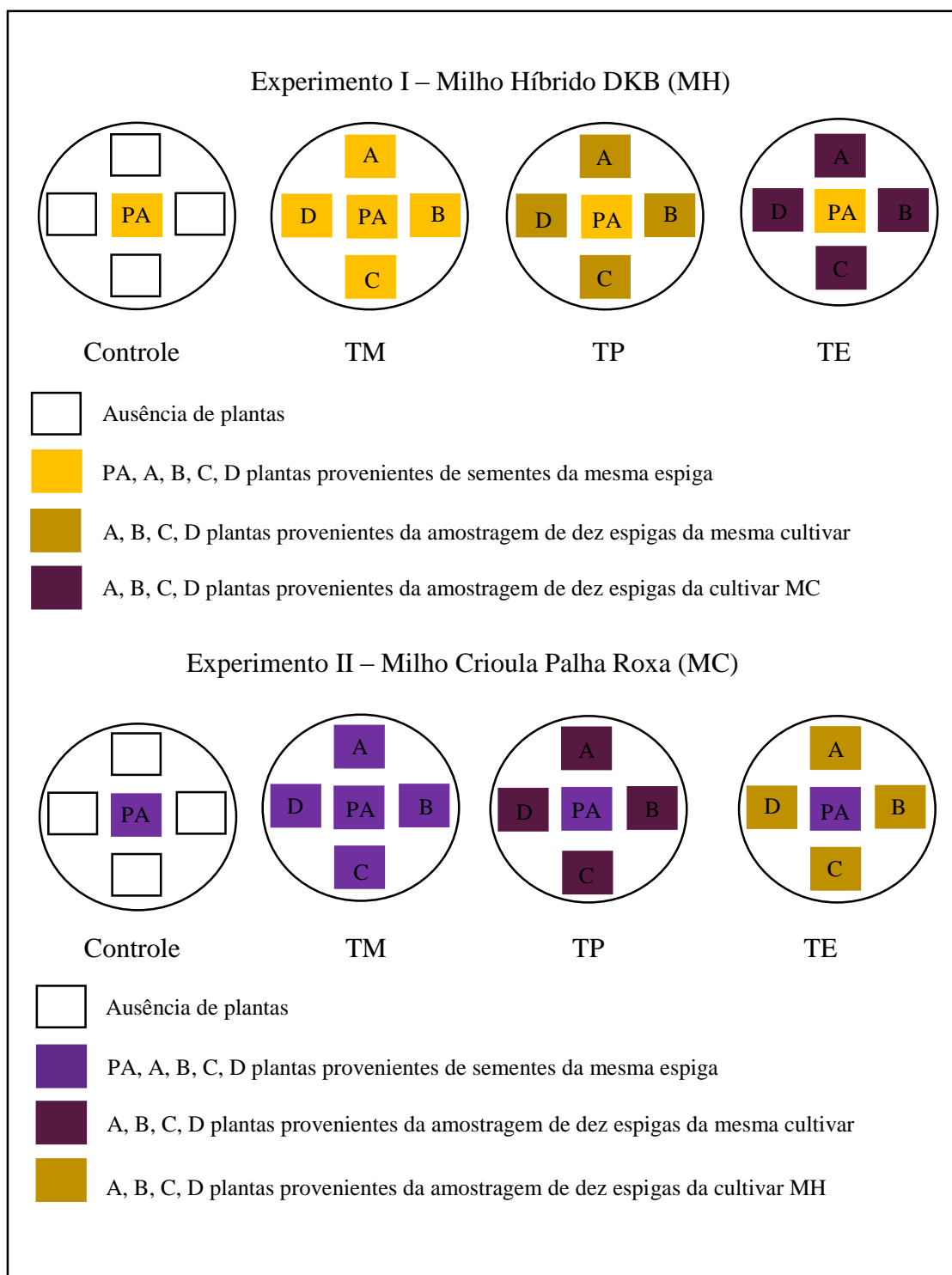
**Figura 2:** (A) pote padronizado com furos de 25mm e revestido com uma malha de pano; (B) vazador de aço de 25mm.

Cada pote continha 1 kg de mistura de areia e solo seco ao ar na proporção de 2:1 (v/v). O solo foi coletado de barranco e peneirado com uma peneira de malha de 10 mm. No momento do plantio não foi acrescentada ao substrato suplementação nutricional, para que as baixas condições nutricionais estimulassem a competição entre as plantas. Durante o experimento, quando necessário, foi aplicado a cada pote, 10 mL de solução nutritiva

completa de Hoagland & Arnon (1950) e uma solução nutritiva foliar, NPK (15-05-05) Dimy®.

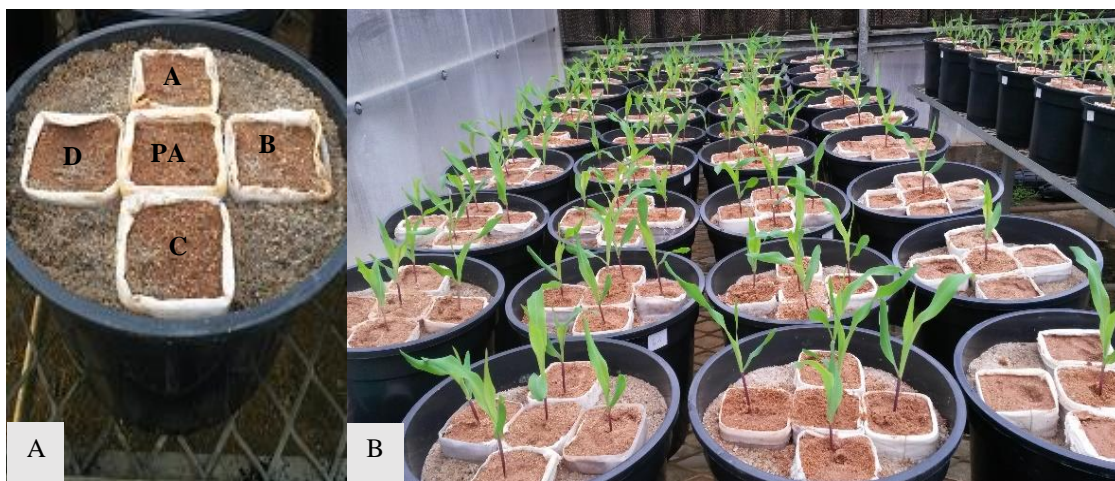
### 3.4 Desenho experimental

Os potes foram posicionados dentro de vasos de PVC rígido, com capacidade de 12L, de forma a proporcionar a competição da parte aérea e a troca de exsudados radiculares entre raízes, limitando a competição por espaço das raízes. Os furos da parte inferior dos vasos foram cobertos com fita adesiva Tigre® e o espaço restante dos vasos foram preenchidos com areia. Para o estabelecimento dos tratamentos, um pote foi posicionado ao centro, que representou a planta alvo (PA) e os demais potes, ao redor, localizados em quadrícula (ABCD), (Figura 3 e 4 A e B). A média das plantas germinadas em quadrícula, foi utilizada para representar a planta vizinha (PV).



**Figura 3:** Esquema do desenho experimental para MH e MC. Para cada experimento foram determinados quatro tratamentos: Controle (planta alvo (PA) sem competição); tratamento meio-irmão (TM; competição entre plantas de mesma origem materna); tratamento população (TP; competição entre plantas de uma amostra da população da cultivar); e tratamento estranho (TE; competição entre cultivares).





**Figura 4:** Desenho experimental: (A) Vaso contendo 5 potes internos, sendo um pote ao centro, planta alvo (PA) e quatro potes ao redor localizados em quadrícula (ABCD), em que a média das plantas em quadrícula representa a planta vizinha (PV); (B) Experimento aos 10 dias de germinação.

Foram montados dois experimentos simultâneos, um com a cultivar MH e outro com MC. Para cada experimento, os tratamentos foram constituídos da seguinte forma: (i) Controle (PA sem competição); (ii) tratamento meio-irmão (TM; competição entre plantas de mesma origem materna); (iii) tratamento população (TP; competição entre plantas de uma amostra da população da cultivar, essa amostra foi baseada em 10 espigas); e (iv) tratamento estranho (TE; competição entre cultivares). Para cada tratamento foram utilizadas nove repetições. Para a PA de todos os tratamentos, foram utilizadas sementes de uma mesma espiga (Figura 3).

Os vasos foram dispostos em bancadas dentro de casa de vegetação com iluminação natural, com temperatura variando entre  $30^{\circ}\text{C} \pm 4^{\circ}\text{C}$  e  $20 \pm 3^{\circ}\text{C}$  e umidade relativa do ar variando entre  $36 \pm 2\%$  e  $77\% \pm 2\%$ , durante o dia e a noite respectivamente. A casa de vegetação utilizada pertencente ao laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia do Departamento de Ciências Florestais e da Madeira (DCFM), do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias (CCAEE) da UFES, localizado no município de Jerônimo Monteiro, ES. O Experimento teve duração de 50 dias e a cada 7 dias as plantas eram casualizadas entre fileiras e os vasos girados, casualizando-as em relação as plantas do vaso vizinho e trocadas de bancadas a cada 15 dias de experimentação, casualizando o posicionamento dentro da casa de vegetação.

Os potes internos das plantas em quadrículas foram regados a cada 2 dias com 200 mL de água e o pote da PA com 100 mL e após 15 a 20 minutos a areia do vaso era saturada com água, favorecendo assim, a troca de solução do solo entre as plantas. O objetivo era que as PV assim que saturadas, liberassem o excedente de sua irrigação com

exsudatos radiculares para o meio com areia e a PA absorvesse a solução do solo proveniente das PV, permitindo assim, apenas uma comunicação química entre raízes.

### 3.5 Análise de crescimento

#### 3.5.1 Variáveis morfofisiológicas

A altura (ALT) das plantas (comprimento da base do colmo até o cartucho) foi medida com uma régua (precisão 0,1 cm), e o diâmetro do colmo (DC), com um paquímetro Mtx<sup>®</sup> (precisão de 0,01 mm). Para a estimativa do DC, foi utilizado o valor médio entre o diâmetro maior e o menor, considerando a heterogeneidade da forma do colmo.

Em cada vaso, foi selecionada a PA e aleatoriamente uma das PV, com exceção do tratamento controle, onde havia apenas a PA. Duas folhas entre a terceira e a quinta folha, completamente desenvolvida, foram selecionadas de cada planta para a determinação do comprimento foliar (CF) e largura foliar (LF). A área foliar unitária (AFU), foi determinada dividindo-se a área foliar (AF) das folhas selecionadas pelo seu número de folhas, conforme a equação:

$$AFU = AF_{(selecionada)} / NF$$

A área foliar foi determinada utilizando um integrador de área foliar (Li 3100C, Li-Cor, Lincoln, EUA).

A área foliar específica (AFE), foi determinada dividindo-se a AF das folhas selecionadas pela massa seca das folhas (MSF) selecionadas, conforme a equação:

$$AFE = AF_{(selecionada)} / MSF_{(selecionada)}$$

Foram determinados também, ao final do experimento a área foliar total das folhas (AFT) da PA e das plantas em quadrículas.

### 3.5.2 Variáveis de partição de biomassa

Após a desmontagem do experimento, as plantas foram separadas em raiz, colmo e folhas. As raízes foram completamente lavadas com água de torneira e separadas a PA das PV. As raízes e os tecidos das plantas foram secos em estufa, a 60°C, até atingirem massa constante, para determinação da biomassa seca total (MST), fração de massa seca da raiz ( $FMR = MS_{raiz}/MST$ ), fração de massa seca do colmo ( $FMC = MS_{colmo}/MST$ ), fração de massa seca foliar ( $FMF = MS_{folha}/MST$ ). A razão de área foliar também foi determinada, dividindo-se AFT pela MST ( $AFT/MST$ ).

### 3.6 Parâmetros de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

Os parâmetros de trocas gasosas [taxa de assimilação líquida do carbono (*A*), condutância estomática (*gs*), transpiração (*E*) e eficiência intrínseca do uso da água ( $A/gs$ )], foram medidos entre 9:00-11:00 h, em sistema aberto, sob radiação fotossinteticamente ativa (RFA) equivalente à do ambiente ( $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e pressão parcial de CO<sub>2</sub> de 40 Pa, com um analisador de gases a infravermelho (Li 6400XT, Li-Cor, Lincoln, EUA, antes do desmonte dos experimentos).

A determinação dos parâmetros de fluorescência da clorofila *a* foi realizada simultaneamente com as medições das trocas gasosas. Para essas análises, foram utilizadas a quinta e/ou a sexta folha, da PA e de umas das PV escolhida aleatoriamente. Utilizou-se a porção mediana da folha, evitando-se a nervura central. Simultaneamente, também foi determinado o rendimento quântico fotoquímico do transporte de elétrons através do FSII ( $\Phi_{FSII}$ ). O valor de  $\Phi_{FSII}$  foi utilizado para determinar a taxa aparente de transporte de elétrons no fotossistema II (TTE), conforme Genty et al. (1989):

$$TTE = \Phi_{FSII} \times RFA \times \alpha \times \beta$$

Em que RFA é a radiação fotossinteticamente ativa ( $\mu\text{mol de f\u00f3tons } \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) incidente sobre a folha; as constantes  $\alpha$  representam a absorv\u00eancia foliar, (utilizou-se o valor padr\u00e3o 0,83) e as constantes  $\beta$  representa a propor\u00e7\u00e3o de fotossistemas I e II (utilizou-se o valor padr\u00e3o 0,5).

### 3.7 Análises bioquímicas

A quinta e a sexta folha, de uma mesma planta foram selecionadas da PA, e de uma das PV. De cada folha, retirou-se uma área de aproximadamente 10 cm<sup>2</sup> que foram depositadas em sacos de papel alumínio e armazenados em freezer a uma temperatura de -30°C por 24 horas. Posteriormente, o material vegetal foi liofilizado, pesado e macerado a seco. O valor da massa seca desse fragmento foliar foi somado ao montante da massa seca das demais folhas, para determinar a massa seca foliar total.

Uma alíquota de aproximadamente 10 mg do material macerado, foi submetida a uma extração de compostos solúveis por uma série etanólica (98, 80 e 50%) para a quantificação da concentração de clorofila a (CL<sub>a</sub>), clorofila b (CL<sub>b</sub>), carotenoides (CAR) e fenóis solúveis totais (FST). Para tal, após o material vegetal ser homogeneizado com cada uma das soluções etanólicas (98, 80 e 50%), os tubos contendo os compostos solúveis extraídos foram encubados por 20 minutos à 80°C, centrifugados a 14.000 rpm durante 10 minutos e, posteriormente, tinham o sobrenadante recolhido (fração solúvel). Uma alíquota de 70 µL do extrato foi utilizado no mesmo dia para a quantificação de CL<sub>a</sub>, CL<sub>b</sub> e CAR, o restante foi armazenado em geladeira para a determinação de FST no dia seguinte.

#### 3.7.1 Concentração de clorofilas e carotenoides

Para a determinação da concentração de clorofila a e b, foram extraídos uma alíquota de 70 µL dos compostos solúveis extraídos pela série etanólica de cada amostra (repetição) e adicionado 600 µL de etanol 98%. A solução foi centrifugada (5 minutos a 1200 rpm) e posteriormente a absorvância foi determinada à 470, 646,8 e 663,2 nm em espectrofotômetro. A concentração de clorofilas (a e b) e carotenoides foi determinada conforme descrito por Lichthenthaler (1987).

#### 3.7.2 Concentração de fenóis solúveis totais

A determinação da concentração de fenóis solúveis totais (FST) foi realizada através do método de Folin-Ciocalteu (SWAIN e HILLS, 1959), com algumas modificações. Para tal, 20 µL do extrato etanólico (extrato obtido da extração de

compostos solúveis por uma série etanólica (98, 80 e 50%), descrito no item 3.7) foram adicionados a 480 µL de água destilada, 250 µL do reagente Folin-Ciocalteu e 1250 µL de carbonato de sódio 10%. Após 5 minutos, as amostras foram submetidas à leitura em espectrofotômetro a 725 nm. A concentração de FST foi determinada através da confecção da curva padrão, utilizando ácido tânico como padrão.

### 3.8 Análises estatística

Os dois experimentos foram conduzidos em delineamento inteiramente casualizado, com quatro tratamentos e nove repetições para cada tratamento, totalizando 36 unidades experimentais para cada experimento. Os dados foram analisados via análise de variância (ANOVA) para os tratamentos de cada cultivar. Foram avaliados apenas os efeitos sobre as PA, onde aplicou-se o teste  $F$  ( $p \leq 0,05$ ) para verificar possíveis diferenças estatísticas entre os tratamentos. A média dos tratamentos foram comparadas pelo teste Newman-Keuls a 5% de probabilidade. Os dados de AF, MST e RAF, para MH e MC foram transformados pela função logarítmica,  $f(x) = [\log(10)]$ , por não terem apresentado distribuição normal pelo teste de Shapiro-Wilk a 5%. No entanto, foram expressos nas tabelas os valores não transformados para melhor entendimento. As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa estatístico R (R CORE TEAM, 2016).

## **4 RESULTADOS E DISCUSSÃO**

### **4.1 Análise de crescimento e partição de biomassa**

#### **4.1.1 Cultivar MH**

Para a cultivar ‘Híbrido DKB’ (MH), houve diferença entre os tratamentos em todas as características que avaliam a partição de biomassa (Tabela 1). Para essa mesma cultivar, o tratamento estranho (TE), apresentou maior alocação de biomassa seca para a raiz (FMR) em comparação com os outros tratamentos. Para a variável fração de massa do colmo (FMC), o tratamento meio-irmão (TM) e tratamento população (TP) não diferiam entre si e apresentaram maior valor médio (Tabela 1). Para as variáveis fração de massa foliar (FMF) e razão de área foliar (RAF) apenas o controle diferiu dos demais tratamentos (Tabela 1).

**Tabela 1:** Valores das médias para as variáveis: Massa Seca Total (MST) Fração de Massa Radicular (FMR) Fração de Massa Colmo (FMC), Fração de Massa Foliar (FMF) e Razão de Área Foliar (RAF) da Planta Alvo (PA) para os diferentes tratamentos nos genótipos Híbrido DKB e Crioula Palha Roxa

Tratamento		MST (g)	FMR (g g <sup>-1</sup> )	FMC (g g <sup>-1</sup> )	FMF (g g <sup>-1</sup> )	RAF (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )
		PA	PA	PA	PA	PA
<b>Híbrido DKB</b>	Controle	4.94	0.348 <sup>b</sup>	0.210 <sup>b</sup>	0.421 <sup>a</sup>	188.84 <sup>a</sup>
	TM	4.78	0.400 <sup>b</sup>	0.247 <sup>a</sup>	0.352 <sup>b</sup>	144.36 <sup>b</sup>
	TP	4.76	0.417 <sup>b</sup>	0.228 <sup>a</sup>	0.363 <sup>b</sup>	145.76 <sup>b</sup>
	TE	4.43	0.438 <sup>a</sup>	0.202 <sup>b</sup>	0.360 <sup>b</sup>	155.17 <sup>b</sup>
<b>F</b>		0.57 <sup>ns</sup>	3.21 <sup>*</sup>	3.83 <sup>*</sup>	4.40 <sup>*</sup>	4.00 <sup>*</sup>
<b>CV (%)</b>		16.99	15.11	11.96	11.38	18.51
<b>Crioula Palha Roxa</b>	Controle	5.23	0.333	0.278	0.387	170.83
	TM	5.32	0.398	0.280	0.321	139.37
	TP	5.01	0.335	0.280	0.385	153.95
	TE	4.77	0.360	0.275	0.363	162.45
<b>F</b>		0.43 <sup>ns</sup>	0.97 <sup>ns</sup>	0.01 <sup>ns</sup>	2.61 <sup>ns</sup>	1.54 <sup>ns</sup>
<b>CV (%)</b>		20.99	24.36	18.20	14.73	19.51

Nível de significância, avaliado pelo teste *F* (\*  $p < 0,05$ ; <sup>ns</sup> não significativo); n = 9 para cada tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença estatística pelo teste de Newman-Keuls ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos: Controle, Meio-irmão (TM), População (TP) e Estranho (TE) para a planta alvo (PA)

Comumente, o desenvolvimento do sistema radicular tem sido investigado nos estudos de reconhecimento entre plantas. As plantas podem aumentar a alocação de raiz na presença de raízes vizinhas (FALIK et al., 2003; MURPHY e DUDLEY, 2007), aumentando a capacidade competitiva por recursos subterrâneos (GERSANI et al., 2001). No entanto, a especificidade do padrão de crescimento das raízes tem demonstrado depender da identidade do vizinho e se as raízes vizinhas são “auto” ou “não-auto” discriminadas (CHEN et al., 2012). Há evidências também, que a comunicação química entre as raízes, por meio da liberação de exsudados radiculares possam mediar o reconhecimento de identidade e permitir que as plantas respondam a seus concorrentes adaptando suas respostas em conformidade com a identidade genética da planta vizinha (CAFFARO et al., 2011).

Especificamente para o tratamento TE, embora o contato entre raízes de plantas vizinhas tenha sido limitado durante o desenvolvimento dos experimentos, a troca de exsudados radiculares entre as plantas pode ter promovido a capacidade de reconhecimento do vizinho estranho, o que representa uma estratégia competitiva para aumentar a superfície de absorção de nutrientes e recursos hídricos (FALIK et al., 2003). De acordo com metodologia utilizada, onde se evitou que os sistemas radiculares invadissem o território de plantas vizinhas, pode-se sugerir, uma possível comunicação química entre as raízes. Para os tratamentos TM e TP, os resultados não demonstraram um comportamento de competição, com relação a identidade genética de seus vizinhos, pelo contrário, quanto mais estreita a relação genética entre as plantas menos evidente se mostra a relação de competição, o que comprova que as plantas se tornaram mais cooperativas, evitando competir entre parentes (Tabela 1). Este resultado está de acordo com seleção de parentesco, em que plantas sob competição com indivíduos próximos geneticamente, apresentam um comportamento que reduz a competição e proporcionam benefícios para o desenvolvimento da comunidade, tornando os recursos mais disponíveis para os parentes vizinhos e evitando o custo com a competição (MURPHY et al., 2017).

As cultivares melhoradas foram desenvolvidas para investirem o mínimo de energia possível na produção de características competitivas, a fim de empregar essa energia na produção de algum órgão de interesse econômico. Assim, é compreensível que sob competição com vizinhos mais relacionados geneticamente, as plantas não apresentem divergência no padrão de partição de biomassa para os diferentes graus de parentesco (WEINER et al., 2010).



Para FMC, os tratamentos controle e TE apresentaram valores menores, quando comparados com os valores observados nos tratamentos TM e TP (Tabela 1). Em condições de competição, as plantas podem beneficiar alguns órgãos em detrimento de outros. Para o tratamento TE, as plantas investiram na partição de biomassa para raiz, em detrimento do colmo (Tabela 1). Esses dados corroboram com características particulares de cultivares melhoradas, que apresentam uma menor aptidão para o alongamento do colmo, devido a fixação de características menos competitivas, que são facilmente superadas por vizinhos estranhos, que correspondem a plantas não melhoradas geneticamente (DENISON et al., 2003). Cultivares domesticadas conhecidas como ‘Crioulas’, ou são aquelas não passaram por programas de melhoramento genético, e que apresentam grande variabilidade, por isso apresentam uma capacidade de competição superior à cultivares melhoradas para recursos, principalmente acima do solo (MARPHY et al., 2017). Ao contrário, das cultivares melhoradas, cultivares domesticadas, maximizam a capacidade competitiva individual, que de certa forma as beneficiaram com o ganho de uma maior proporção dos recursos limitantes, e portanto, sendo naturalmente selecionadas. Mas, em contrapartida, os descendentes aumentam a frequência de fenótipos mais competitivos, que competem principalmente entre si. Em tais casos, não haverá mais nenhuma vantagem para os concorrentes fortes, simplesmente porque as plantas vizinhas serão igualmente competitivas (ZHU e ZHANG, 2013).

O tratamento controle, apresentou maior FMF e RAF, em comparação com os tratamentos sob competição (Tabela 1). Esse comportamento já era esperado, uma vez que, na ausência de competição, as plantas podem investir em órgãos adquiridores de recursos acima do solo, como folhas, resultando em uma produtividade superior, à daquelas que crescem sob competição (MAINA et al., 2002, MARPHY et al., 2017).

#### 4.1.2 Cultivar MC

Não foram verificadas diferenças significativas entre os tratamentos, para a cultivar ‘Crioula Palha Roxa’ (MC) com relação a análise de crescimento e partição de biomassa (Tabela 1) no que se refere as variáveis analisadas.

De acordo com as características fenotípicas, era esperado que a cultivar MC apresentasse uma resposta mais competitiva, devido ao seu elevado potencial de adaptação as condições ambientais específicas. Entretanto, o que foi observado, é que, as

plantas da cultivar MC, não respondem ao reconhecimento e a competição por meio de respostas da partição de biomassa. A ausência de resposta à identidade das plantas vizinhas pode ter resultado da ausência de um sistema de reconhecimento no nível intraespecífica (FEHR, 1987), mesmo em plantas não melhoradas. Essa última possibilidade até o momento, tem sido descrita apenas para cultivares melhoradas de soja (MARPHY et al., 2017), o que reforça a necessidade de estudos que avaliem cultivares domesticadas e a sua capacidade de reconhecimento de identidade, para que se possa compreender a evolução desse comportamento e como o melhoramento genético pode ter interferido no desenvolvimento de novas cultivares.

## 4.2 Variáveis morfofisiológicas

### 4.2.1 Cultivar MH

Na cultivar MH, com exceção do comprimento de folha (CF), as demais variáveis analisadas diferiram significativamente (Tabela 2), sendo que os tratamentos TM e TP apresentaram maior altura (ALT), em comparação com os tratamentos Controle e TE. Para as variáveis diâmetro do colmo (DC), largura foliar (LF), área foliar unitária (AFU) e área foliar total (AFT), apenas o controle diferiu dos demais tratamentos (Tabela 2). Para a variável área foliar específica (AFE), os tratamentos Controle e TE, apresentaram valores maiores (Tabela 2).

**Tabela 2:** Valores das médias para as variáveis: Altura (ALT), Diâmetro do Colmo (DC), Largura da Folha (LF), Comprimento da Folha (CF), Área Foliar Unitária (AFU), Área Foliar Específica (AFE) e Área Foliar Total (AFT) para os diferentes genótipos Híbrido DKB e Crioula Palha Roxa

Tratamento		ALT (cm)	DC (mm)	LF (cm)	CF (cm)	AFU (cm <sup>2</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	AFT (cm <sup>2</sup> )
		PA	PA	PA	PA	PA	PA	PA
<b>Híbrido DKB</b>	Controle	23.5 <sup>b</sup>	9.37 <sup>a</sup>	3.9 <sup>a</sup>	53.0	149.14 <sup>a</sup>	302.38 <sup>a</sup>	881.01 <sup>a</sup>
	TM	26.7 <sup>a</sup>	8.03 <sup>b</sup>	3.2 <sup>b</sup>	51.6	105.49 <sup>b</sup>	285.22 <sup>b</sup>	524.84 <sup>b</sup>
	TP	25.7 <sup>a</sup>	7.63 <sup>b</sup>	3.4 <sup>b</sup>	52.3	104.89 <sup>b</sup>	276.68 <sup>b</sup>	550.33 <sup>b</sup>
	TE	23.8 <sup>b</sup>	7.58 <sup>b</sup>	3.3 <sup>b</sup>	49.9	101.77 <sup>b</sup>	307.96 <sup>a</sup>	476.06 <sup>b</sup>
<b>F</b>		5.78 <sup>**</sup>	7.99 <sup>***</sup>	4.80 <sup>**</sup>	0.69 <sup>ns</sup>	7.26 <sup>***</sup>	3.19 <sup>*</sup>	6.28 <sup>**</sup>
<b>CV (%)</b>		7.22	10.61	12.63	8.55	20.57	7.88	18.10
<b>Crioula Palha Roxa</b>	Controle	37.4	7.35	3.2	65.9	127.06	286.69	753.49
	TM	39.4	6.36	3.1	62.5	123.48	296.29	625.13
	TP	40.1	6.46	2.9	67.1	119.32	299.63	675.79
	TE	39.4	6.97	3.0	60.9	123.03	282.28	665.55
<b>F</b>		0.41 <sup>ns</sup>	1.30 <sup>ns</sup>	1.17 <sup>ns</sup>	1.34 <sup>ns</sup>	0.13 <sup>ns</sup>	0.62 <sup>ns</sup>	1.28 <sup>ns</sup>
<b>CV (%)</b>		13.24	16.30	11.21	11.13	19.74	9.98	17.17

Nível de significância, avaliado pelo teste *F* (\*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$  e <sup>ns</sup>  $p > 0,05$ ; <sup>NS</sup> não significativo); n = 9 para cada tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença estatística pelo teste de Newman-Keuls ( $p \leq 0,05$ ) entre os tratamentos: Controle, Meio-irmão (TM), População (TP) e Estranho (TE) para a planta alvo (PA)

Os dados do tratamento controle, para as variáveis DC, LF, AFU e AFT, em relação aos tratamentos sob competição (TM, TP e TE), demonstram que as plantas crescendo na ausência de competição, investiram em partes que favorecem a captação de recursos acima do solo (MARPHY et al., 2017). Ao contrário das plantas na ausência de competição, as plantas sob competição com vizinhos estranhos, priorizam o investimento de fotoassimilados em outros órgãos vegetativos, como para as raízes (MAINA et al., 2002).

Os tratamentos TM e TP, para a variável AFE não apresentaram diferenças entre si, mas foram inferiores ao tratamento controle e TE (Tabela 2). Relativamente pouca atenção tem sido dada as características fisiológicas em estudos de competição. Em especial para espécies cultivadas, esse estudo é o primeiro relato. Esta resposta no tratamento TE pode estar associada com a limitação da disponibilidade da luz, causada pela planta vizinha, que apresentaram maior ALT. O aumento da AFE em condições de baixa luminosidade está diretamente relacionado com as alterações anatômicas que podem ocorrer nas plantas sombreadas como, cutículas e epiderme mais delgadas, menor espessura de mesofilo e menor proporção de parênquima paliçádico, de tecidos condutores e de sustentação, maior proporção de espaços intercelulares e menor densidade estomática (BERLYN e CHO, 2000).

#### 4.2.2 Cultivar MC

Na cultivar MC, para as variáveis morfofisiológicas avaliadas não foi verificada diferença significativa entre os tratamentos (Tabela 2).

Esse comportamento da cultivar MC, sugerem que a plasticidade fenotípica em resposta a identidade genética das plantas vizinhas pode não estar relacionado a um gradiente de relação genética. Comportamento semelhante foi observado em plantas comerciais de soja (MURPHY et al., 2017). Esta ausência de resposta à identidade entre plantas vizinhas pode ser resultado da ausência de um sistema de reconhecimento no nível intra-específica ou de uma falta de diversidade genética suficiente entre as plantas a desencadear uma resposta (FEHR, 1987).

### 4.3 Parâmetros de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

#### 4.3.1 Cultivar MH

A cultivar MH, respondeu a todos os parâmetros fisiológicos (Tabela 3). O tratamento controle apresentou valores superiores de taxa de transporte de elétrons (TTE), taxa de assimilação líquida do carbono (*A*), condutância estomática (*g<sub>s</sub>*) e transpiração (*E*) em relação aos tratamentos sob competição (TM, TP e TE) (Tabela 3).

**Tabela 3:** Valores das médias para as variáveis: Taxa de transporte de elétrons (TTE); Assimilação Líquida de CO<sub>2</sub> (A), Condutância Estomática (g<sub>s</sub>), Transpiração (E), e Eficiência Intrínseca do Uso da Água (A/g<sub>s</sub>) da Planta Alvo (PA) para os diferentes tratamentos nos genótipos Híbrido DKB e Crioula Palha Roxa

Tratamento		TTE (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	A (μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	g <sub>s</sub> (mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ),	E (mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	A/g <sub>s</sub> (μmol CO <sub>2</sub> (mol H <sub>2</sub> O) <sup>-1</sup> )
		PA	PA	PA	PA	PA
<b>Híbrido DKB</b>	Controle	161.86 <sup>a</sup>	31.24 <sup>a</sup>	200.38 <sup>a</sup>	5.16 <sup>a</sup>	156.41
	TM	118.67 <sup>b</sup>	22.07 <sup>b</sup>	139.66 <sup>b</sup>	3.90 <sup>b</sup>	168.09
	TP	113.91 <sup>b</sup>	21.01 <sup>b</sup>	114.17 <sup>b</sup>	3.40 <sup>b</sup>	184.30
	TE	133.83 <sup>b</sup>	25.86 <sup>b</sup>	155.37 <sup>b</sup>	3.95 <sup>b</sup>	167.61
<b>F</b>		7.96 <sup>**</sup>	8.63 <sup>***</sup>	8.23 <sup>***</sup>	6.69 <sup>**</sup>	1.48 <sup>ns</sup>
<b>CV (%)</b>		19.61	21.73	20.28	22.76	14.07
<b>Crioula Palha Roxa</b>	Controle	132.37 <sup>a</sup>	25.39 <sup>a</sup>	154.20	3.98	166.78
	TM	91.05 <sup>b</sup>	16.43 <sup>b</sup>	113.81	3.02	152.00
	TP	99.09 <sup>b</sup>	17.84 <sup>b</sup>	113.36	3.18	159.23
	TE	104.56 <sup>a</sup>	19.47 <sup>b</sup>	126.53	3.40	154.65
<b>F</b>		8.92 <sup>***</sup>	6.77 <sup>**</sup>	1.90 <sup>ns</sup>	1.53 <sup>ns</sup>	0.28 <sup>ns</sup>
<b>CV (%)</b>		19.70	25.06	26.78	25.19	16.84

Nível de significância, avaliado pelo teste *F* (\*\* *p* < 0,01; \*\*\* *p* < 0,001 e <sup>ns</sup> *p* > 0,05), n = 6 para cada tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença estatística pelo teste de Newman-Keuls (p ≤ 0,05) entre os tratamentos: Controle, Meio-irmão (TM), População (TP) e Estranho (TE) para a planta alvo (PA)

Na ausência de competição, já é esperado uma maior exposição da planta, a radiação disponível, o que justificam os ganhos em termos de fixação de carbono. Entretanto, a falta de competição, predispõem também a uma maior abertura estomática e consequentemente a uma maior taxa de transpiração. Nos tratamentos sob competição, observou-se uma limitação da capacidade de transferir elétrons (TTE). Devido a essa limitação, ocorreu uma baixa produção de ATP e NADPH, para fixar e reduzir CO<sub>2</sub> em carboidratos, o que resulta na perda de eficiência fotoquímica do FSII (MALKINR e NIYOGI, 2000). Para os parâmetros fisiológicos avaliados, a ausência de diferença estatística entre os tratamentos sob competição (TM, TP e TE), mostrou que, para a cultivar MH, não foi verificada alteração no comportamento fisiológico das plantas em resposta a identidade das plantas vizinhas. Mas, a competição interferiu, diminuindo a capacidade fotossintética, independente do vizinho competidor. Estudos que avaliam a capacidade de reconhecimento genético entre espécies de plantas cultivadas durante a competição e sua relação no comportamento fisiológico, são escassos, sendo este o primeiro relato. Logo, ainda não é possível precisar o mecanismo pelo qual uma planta reconhece a identidade genética de outra, mas tem sido especulado que este fenômeno, assim como outros já validados a nível de alocação de biomassa, a morfologia e crescimento, ocorre através de uma variedade de mecanismos (FALIK et al., 2003; de KRONN, 2007; HODGE, 2009).

#### 4.3.2 Cultivar MC

Para a cultivar MC, apenas aos parâmetros associados com a capacidade fotossintética (TTE e A), apresentaram diferença estatística entre os tratamentos (Tabela 3). Os tratamentos controle e TE, apresentaram uma TTE superior aos tratamentos TM e TP. O tratamento TE, assim como os tratamentos TM e TP, também apresentou uma menor A (Tabela 3). Uma possível explicação ao valor observado para a TTE nos tratamentos controle e TE, está associada a maior exposição das folhas a radiação disponível, que podem ocorrer devido à ausência de competição para radiação disponível como observado para o controle, ou a maior altura, como foi observado para o tratamento TE. Uma das diferenças fenotípicas observadas entre a cultivar MC em comparação com a cultivar MH, é a maior altura. Assim, a PA do tratamento TE, foi favorecida pela maior

exposição à radiação disponível no ambiente de casa de vegetação, devido à características intrínsecas da cultivar.

Para os tratamentos TM e TP, a competição entre plantas vizinhas, não apresentou uma relação com o reconhecimento genético, mas, assim como para MH, interferiu na capacidade de transferir elétrons, comprometendo a eficiência fotoquímica do FSII (MALKINR e NIYOGI, 2000). Para os tratamentos TM, TP e TE, também foi observada uma diminuição na capacidade fotossintética, independente do vizinho competidor, como observado para a cultivar MH. Pouca atenção tem sido dada as características fisiológicas nas relações de competição, e os resultados desse trabalho demonstraram que independente da identidade das plantas vizinhas a competição interferiu no comportamento fisiológico das cultivares.

#### 4.4 Variáveis bioquímicas

##### 4.4.1 Cultivar MH

Diferenças nas concentrações dos compostos relacionados ao metabolismo secundário não foram observados para a cultivar MH. Para esta mesma cultivar observou-se diferenças nas concentrações de clorofila (Tabela 4). Nos tratamentos TM e TP as concentrações de clorofilas a ( $CL_a$ ) e total ( $CL_{Total}$ ), não diferiam entre si e foram inferiores ao controle. Em relação ao controle e TE, observou-se as maiores concentrações  $CL_a$  e  $CL_{Total}$ . A concentração de clorofila b ( $CL_b$ ), no tratamento TM foi a mais baixa em relação ao controle e os demais tratamentos sob competição (TP e TE) (Tabela 4).



**Tabela 4:** Valores das médias para as variáveis: Clorofila a, b e total (CL<sub>a</sub>, CL<sub>b</sub>, CL<sub>Total</sub>), Carotenoides (CAR) e Fenóis Solúvel Total (FST) da Planta Alvo (PA) para os diferentes tratamentos nos genótipos Híbrido DKB e Crioula Palha Roxa

Tratamento		CL <sub>a</sub> (g kg <sup>-1</sup> )	CL <sub>b</sub> (g kg <sup>-1</sup> )	CL <sub>Total</sub> (g kg <sup>-1</sup> )	CAR (g kg <sup>-1</sup> )	FST (g kg <sup>-1</sup> )
		PA	PA	PA	PA	PA
<b>Híbrido DKB</b>	Controle	5.69 <sup>a</sup>	1.10 <sup>a</sup>	6.80 <sup>a</sup>	1.65	11.81
	TM	4.37 <sup>b</sup>	0.78 <sup>b</sup>	5.16 <sup>b</sup>	1.34	11.86
	TP	4.85 <sup>b</sup>	0.87 <sup>a</sup>	5.72 <sup>b</sup>	1.46	12.17
	TE	5.39 <sup>a</sup>	0.95 <sup>a</sup>	6.34 <sup>a</sup>	1.61	12.16
<b>F</b>		4.59 <sup>**</sup>	3.42 <sup>**</sup>	4.52 <sup>**</sup>	2.71 <sup>ns</sup>	0.07 <sup>ns</sup>
<b>CV (%)</b>		16.1	23.66	16.79	16.74	17.14
<b>Crioula Palha Roxa</b>	Controle	5.81 <sup>a</sup>	1.10	6.91 <sup>a</sup>	1.76 <sup>a</sup>	13.41 <sup>b</sup>
	TM	4.31 <sup>b</sup>	0.83	5.15 <sup>b</sup>	1.43 <sup>b</sup>	16.55 <sup>a</sup>
	TP	5.10 <sup>a</sup>	0.98	6.15 <sup>a</sup>	1.74 <sup>a</sup>	16.13 <sup>a</sup>
	TE	4.49 <sup>b</sup>	0.90	5.44 <sup>b</sup>	1.40 <sup>b</sup>	14.20 <sup>b</sup>
<b>F</b>		4.70 <sup>**</sup>	2.34 <sup>ns</sup>	4.33 <sup>*</sup>	4.16 <sup>*</sup>	3.13 <sup>*</sup>
<b>CV (%)</b>		19.10	23.29	19.17	18.04	16.98

Nível de significância, avaliado pelo teste *F* (\**p* < 0,05; \*\* *p* < 0,01 e <sup>ns</sup> *p* > 0,05); n = 9 para cada tratamento. Letras minúsculas diferentes indicam diferença estatística pelo teste de Newman-Keuls (*p* ≤ 0,05) entre os tratamentos: Controle, Meio-irmão (TM), População (TP) e Estranho (TE) para a planta alvo (PA)

O conteúdo de clorofila nas folhas é utilizado para estimar o potencial fotossintético das plantas em função de serem pigmentos responsáveis pela conversão da radiação luminosa em energia, sob a forma de ATP e NADPH. Uma planta com alta concentração de clorofila é capaz de atingir altas taxas fotossintéticas (CAVALCANTE et al., 2011).

O aumento das concentrações de clorofilas estão relacionadas com o aumento da capacidade de absorção de nutrientes da planta, principalmente de nitrogênio. Neste estudo, o nitrogênio foi fornecido, quando necessário, por meio da aplicação da solução nutritiva. A fotossíntese é fortemente dependente do teor de nitrogênio foliar e da luz incidente (WANG et al., 2011). Já que na maioria das espécies vegetais, mais da metade do nitrogênio foliar é alocado para a síntese de proteínas fotossintéticas. Portanto, existe uma forte relação positiva entre a capacidade fotossintética e o teor de nitrogênio foliar sobre o nitrogênio externo disponível para as plantas (KATAHATA et al., 2007).

#### 4.4.2 Cultivar MC

Considerando os dados obtidos para a cultivar MC, pode-se concluir que os tratamentos apresentaram o mesmo padrão de resposta para as concentrações de  $CL_a$ ,  $CL_{Total}$  e carotenoides (CAR). Os tratamentos TM e TE, apresentaram as menores concentrações, quando comparado com o tratamento controle, enquanto o tratamento TP foi estatisticamente igual ao controle (Tabela 4). Diferenças nas concentrações dos compostos relacionados ao metabolismo secundário foram observados para esta cultivar (Tabela 4). Os tratamentos controle e TP não diferiam entre si e apresentaram os maiores concentrações de CAR (Tabela 4). Para a concentração de fenóis solúvel total (FST), TM e TP não diferiam entre si e apresentaram as maiores concentrações (Tabela 4).

Os carotenoides são pigmentos que, durante a fotossíntese, podem desempenhar duas funções distintas, realizando a absorção de energia nos complexos de captação de luz atuando como pigmentos acessórios e exercendo ação fotoprotetora do aparato fotoquímico prevenindo danos foto-oxidativo (CALVALCANTE et al., 2011). Vários trabalhos têm demonstrado o aumento na concentração de carotenoides em função da alta intensidade luminosa (GONÇALVES et al., 2001; LICHTENTHALER e BUSCHMANN, 2001). Entretanto, no presente estudo, a condição luminosa de casa de vegetação foi a mesma para todas as plantas. Diferenças intrínsecas, relacionadas à altura

das plantas e a ausência de competição, podem explicar, para a cultivar MC, uma maior concentração de CAR nos tratamentos TP e controle.

As plantas da cultivar MC, quando sob competição com vizinhos meio-irmão e população, mostraram investir recursos para a produção de metabólitos secundários. Em particular os compostos fenólicos, são frequentemente envolvidos em mecanismos de defesa da planta contra herbívoros (KEGGE e PIERIK, 2010), mas, devido sua diversidade química, os compostos fenólicos também apresentam função como atrativos de polinizadores e na proteção reduzindo o crescimento de plantas competidoras adjacentes (KRUSE et al., 2000). O ambiente de casa de vegetação utilizado neste estudo, minimizou as possibilidades de ataque de herbívoros. Para estudos que avaliaram a interação competitiva entre *Centaurea maculosa* (Asteraceae) e *Festuca idahoensis* (Poaceae), os resultados mostraram que a locação de compostos fenólicos nas folhas, estava relacionado como uma resposta de defesa a presença de vizinhos interespecíficos (BROZ et al., 2010). Dentre as variáveis bioquímicas avaliadas, para a cultivar MC, a concentração de FST, possa ser um mediador do reconhecimento entre plantas de uma mesma cultivar, mas de origem maternas diferentes.

## 5 CONCLUSÕES GERAIS

A cultivar “Híbrido” (MH), apresentou maior capacidade de reconhecimento parental, evitando a competição entre plantas que compartilham algum grau de parentesco, nas variáveis analisadas de partição de biomassa, característica morfológicas e bioquímicas, confirmando a hipótese de que a cultivar “Híbrido” apresenta maior capacidade de reconhecimento parental como forma de diminuir os gastos metabólicos com as interações competitivas entre plantas geneticamente relacionadas.

O padrão de alocação de biomassa, as características morfológica, fisiológicas e bioquímicas, não foi afetado pelo reconhecimento de parentesco na cultivar “Crioula” (MC), o que confirma a hipótese de que esse material apresenta maior capacidade de competição independente do reconhecimento do grau de parentesco.

Em função da maior capacidade de reconhecimento parental, a cultivar “Híbrido” apresentou maior plasticidade fenotípica em atributos relacionados ao crescimento e morfologia, enquanto a cultivar “Crioula” apresentou baixa plasticidade fenotípica em atributos morfológicos e fisiológicos em relação à competição intraespecífica.

## 6 REFERÊNCIAS

- ABEL, S. Phosphate sensing in root development. **Current Opinion in Plant Biology**, n.14, p. 303–309, 2011.
- CAVALCANTE, L. F.; DIAS, T. J.; NASCIMENTO, R.; FREIRE, J. L. O. Clorofila e carotenoides em maracujazeiro-amarelo irrigado com águas salinas no solo com biofertilizante bovino. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 33, n. 1, p. 699-705, 2011.
- BAIS, H. P.; VEPACHEDU, R.; GILROY, S.; CALLAWAY, R. M.; VIVANCO, J. M. Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions. **Science**, n. 301, p. 1377–1380, 2003.
- BAIS, H. P.; WEIR, T. L.; PERRY, L. G.; GILROY, S.; VIVANCO, J. M. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. **Annual Review of Plant Biology**. v. 57, p. 233-266, 2006.
- BERLYN, G.P.; CHO, J. Light, moisture, and nutrient use by plants. In: ASHTON, M.S., MONTAGNINI, F. (Eds.) **The silvicultural basis for agroforestry systems**. Boca Raton: CRC Press, p. 9-3, 2000.
- BIEDRZYCKI, M. L.; BAIS, H. P. Kin recognition: another biological function for root secretions. **Plant Signaling & Behavior**, v. 5, n. 4, p. 401-402, 2010.
- BIEDRZYCKI, M. L.; JILANY, T. A.; DUDLEY, S. A.; BAIS, H. P. Root exudates mediate kin recognition in plants. **Communicative & Integrative Biology**, v. 3, n. 1, p. 28-35, 2010.
- BIERNASKIE, J. M. Evidence for competition and cooperation among climbing plants. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1714, p. 1989-1996, 2011.
- BROZ, A. K.; BROECKLING, C. D.; DE-LA-PEÑA, C.; LEWIS, M. R.; GREENE, E.; CALLAWAY, R. M.; SUMNER, L. W.; VIVANCO, J. M. Plant neighbor identity influences plant biochemistry and physiology related to defense. **BMC Plant Biology**, v. 10, n. 1, p. 115, 2010.

CAFFARO, M. M.; VIVANCO, J. M.; BOEM, F. H. G.; RUBIO, G. The effect of root exudates on root architecture in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Growth Regulation**, v. 64, n. 3, p. 241-249, 2011.

CÂMARA, R. J. Cultivares crioulas de milho (*Zea mays* L.) em sistema de produção orgânica – Desempenho agrônômico das plantas e composição química das sementes. 2005. 78 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Marechal Cândido Rondon. 2005.

CHEN, B. J. W.; DURING, H. J.; ANTEN, N. P. R. Detect thy neighbor: identity recognition at the root level in plants. **Plant Science**, v. 195, p. 157-167, 2012.

CHEPLICK, G. P.; KANE, K. H. Genetic relatedness and competition in *Triplasis purpurea* (Poaceae): resource partitioning or kin selection?. **International Journal of Plant Sciences**, v. 165, n. 4, p. 623-630, 2004.

CRAINE, J.M.; REICH, P.B. Leaf-level light compensation points in shade-tolerant woody seedlings. **New Phytologist**, v. 166, p. 710–713, 2005.

CREPY, M. A.; CASAL, J. J. Photoreceptor-mediated kin recognition in plants. **New Phytologist**, v. 205, n. 1, p. 329-338, 2014.

DE KROON H.; HENDRIKS, M.; RUIJVEN, V. J.; RAVENEK, J.; PADILLA, F. M.; JONGEJANS, E.; VISSER, E. J. W.; MOMMER, L. Root responses to nutrients and soil biota: drivers of species coexistence and ecosystem productivity. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 1, p. 6-15, 2012.

DE KROON, H. How do roots interact? **Science, New York**, v. 318, p. 1562–1563, 2007.

DE KROON, H., MOMMER, L.; NISHIWAKI, A. Root competition: towards a mechanistic understanding. In: de KROON, H.; VISSER, E.J.W. (Ed.). **Root ecology**, p. 215–234, 2003.

DE WIT, M.; KEGGE, W.; EVERS, J. B.; VERGEER-VAN, E. M. H.; GANKEMA, P.; VOESENEK, L. A. C. J.; PIERIK, R. Plant neighbor detection through touching leaf tips precedes phytochrome signals. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 36, p. 14705-14710, 2012.

DENISON, R. F.; KIERS, E. T.; WEST, S. A. Darwinian agriculture: when can humans find solutions beyond the reach of natural selection?. **The Quarterly Review of Biology**, v. 78, n. 2, p. 145-168, 2003.

DENNIS, P. G.; MILLER, A. J.; HIRSCH, P. R. Are root exudates more important than other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities?. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 72, n. 3, p. 313-327, 2010.

DICKE, M.; BALDWIN, I. T. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the 'cry for help'. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 3, p. 167-175, 2010.

DONOHUE, K. The influence of neighbor relatedness on multilevel selection in the Great Lakes sea rocket. **American Naturalist**, v. 162, p. 77-92, 2003.

DUDLEY, S. A.; FILE, A. L. Kin recognition in an annual plant. **Biology Letters**, v. 3, n. 4, p. 435-438, 2007.

DUDLEY, S. A.; MURPHY, G. P.; FILE, A. L. Kin recognition and competition in plants. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 898-906, 2013.

FALIK, O.; de KROON, H.; NOVOPLANSKY, A. Physiologically mediated self/non self root discrimination in *Trifolium repens* has mixed effects on plant performance. **Plant Signaling & Behavior**, v. 1, p. 116-121, 2006.

FALIK, O.; REIDES, P.; GERSANI, M.; NOVOPLANSKY, A. Self/non-self discrimination in roots. **Journal of Ecology**, n. 91, p. 525-531, 2003.

FANG, S.; CLARK, R. T.; ZHENG, Y.; IYER-PASCUZZI, A. S.; WEITZ, J. S.; KOCHIAN, L. V.; EDELSBRUNNER, H.; LIAO, H.; BENFEY, P. N. Genotypic recognition and spatial responses by rice roots. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 7, p. 2670-2675, 2013.

FANG, S.; GAO, X.; DENG, Y.; CHEN, X.; LIAO, H. Crop root behavior coordinates phosphorus status and neighbors: from field studies to three-dimensional in situ reconstruction of root system architecture. **Plant Physiology, Baltimore**, v. 155, p. 1277-1285, 2011.

- FEHR, W. R. Breeding methods for cultivar development. **Agronomy (USA)**, 1987.
- FILE, A. L.; MURPHY, G. P.; DUDLEY, S. A. Fitness consequences of plants growing with siblings: reconciling kin selection, niche partitioning and competitive ability. **The Royal Society**, p. 209-218, 2011.
- FRANKLIN, K. A. Shade avoidance. **New Phytologist**, v. 179, n. 4, p. 930-944, 2008.
- GAO, X.; ZHANG, F.; HOFFLAND, E. Malate exudation by six aerobic rice genotypes varying in zinc uptake efficiency. **Journal of Environmental Quality**, v. 38, n. 6, p. 2315-2321, 2009.
- GARAUA, A.M.; LEMCOFFB, J.H.; GHERSAC, C.M.; BEADLED, C.L. Water stress tolerance in *Eucalyptus globulus* Labill. subsp. *maidenii* (F. Muell.) saplings induced by water restrictions imposed by weeds. **Forest Ecology and Management**, v. 255, p. 2811–2819, 2008.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 990, p. 87–92, 1989.
- GERSANI, M.; O'BRIEN, E. E.; MAINA, G. M.; ABRAMSKY, Z. Tragedy of the commons as a result of root competition. **Journal of Ecology**, v. 89, n. 4, p. 660-669, 2001.
- GONÇALVES, J. F. C.; MARENCO, R. A.; VIEIRA, G. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 13, n. 2, p. 149-157, 2001.
- HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour. **Journal of Theoretical Biology**, v. 7, n. 1, p. 17-52, 1964.
- HO, C. H.; TSAY, Y. F. Nitrate, ammonium, and potassium sensing and signaling. **Current Opinion in Plant Biology**, 13, 604–610, 2010.
- HO, C.; LIN, S.; HU, H.; TSAY, Y. CHL1 functions as a nitrate sensor in plants. **Cell**, n. 138, p. 1184–1194, 2009.



HODGE, A. Root decisions. **Plant, Cell & Environment**, v. 32, n. 6, p. 628-640, 2009.

HODGE, A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. **New Phytologist**, v. 162, n. 1, p. 9-24, 2004.

HOLOPAINEN, J. K.; GERSHENZON, J. Multiple stress factors and the emission of plant VOCs. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 3, p. 176-184, 2010.

Informativo DEKALB. Disponível em: < <http://www.dekalb.com.br/downloads/index> >. Acessado em novembro de 2016.

KARBAN, R.; SHIOJIRI, K.; ISHIZAKI, S.; WETZEL, W. C.; EVANS, R. Y. Kin recognition affects plant communication and defence. **Royal. Society Biological Sciences**, v. 280, n. 1756, p. 20123062, 2013.

KATAHATA, S. I.; NARAMOTO, M.; KAKUBARI, Y.; MUKAI, Y. Photosynthetic capacity and nitrogen partitioning in foliage of the evergreen shrub *Daphniphyllum humile* along a natural light gradient. **Tree Physiology**, v. 27, n. 2, 2007.

KEGGE, W.; PIERIK, R. Biogenic volatile organic compounds and plant competition. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 3, p. 126-132, 2010.

KIERS, E. T.; DENISON, R. Inclusive fitness in agriculture. **Biological Sciences**, v. 369, n. 1642, p. 20130367, 2014.

KROUK, G.; LACOMBE, B.; BIELACH, A.; PERRINE-WALKER, F.; MALINSKA, K.; MOUNIER, E.; HOYEROVA, K.; TILLARD, P.; LEON, S.; LJUNG, K.; ZAZIMALOVA, E.; BENKOVA, E.; NACRY, P.; GOJON, A. Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants. **Developmental Cell**, v. 18, p. 927-937, 2010.

KRUSE, M.; STRANDBERG, M.; STRANDBERG, B. Ecological effects of allelopathic plants-a review. **NERI Technical Report**, v. 315, p. 1-64, 2000.

LI, L.; LI, S. M.; SUN, J. H.; ZHOU, L. L.; BAO, X. G.; ZHANG, H. G.; ZHANG, F. S. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on

phosphorus-deficient soils. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 27, p. 11192-11196, 2007.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology**, v. 148, p. 350-382, 1987.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. In: Wrolstad, R. E.; ACREE, T. E.; AN, H.; DECKER, E. A.; PENNER, M. H.; REID, D. S.; SCHWARTZ, S. J.; SHOEMAKER, C. F.; SPORNS, P. (Eds.). **Current protocols in food analytical chemistry (CPFA)**. New York: John Wiley & Sons, p. 34-43, 2001.

LIU, K. H.; TSAY, Y. F. Switching between the two action modes of the dual-affinity nitrate transporter CHL1 by phosphorylation. **Embo Journal**, v. 22, p. 1005–1013, 2003.

MAATHUIS, F. J. M. Physiological functions of mineral macronutrients. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 12, p.250-258, 2009.

MACEDO, A. F.; LEAL-COSTA, M. V.; TAVARES, E. S.; LAGE, C. L. S.; ESQUIBEL, M. A. The effect of light quality on leaf production and development of in vitro-cultured plants of *Alternanthera brasiliana* Kuntze. **Environmental and Experimental Botany**, n. 70, v.1, p. 43-50, 2011.

MAHALL, B. E.; CALLAWAY, R. M. Root communication mechanisms and intracommunity distributions of two Mojave Desert shrubs. **Ecology**, v. 73, n. 6, p. 2145-2151, 1992.

MAINA, G.M.; BROWN, J.S.; GERSANI, M. Intra-plant versus inter-plant root competition in beans: avoidance, resource matching or tragedy of the commons. **Plant Ecology**, v. 160, p. 235–247, 2002.

MALKIN R.; NIYOGI K. PHOTOSYNTHESIS. In: B, GRUISSEM W, JONES R, Biochemistry And Molecular Biology Of Plants, Buchanan . **American Society Of Plant Physiologists**, p. 568–628, 2000.

MARLER, T. E. Kin recognition alters root and whole plant growth of split-root *Cycas edentata* seedlings. **HortScience**, v. 48, n. 10, p. 1266-1269, 2013.

- MICALLEF, S. A.; SHIARIS, M. P.; COLÓN-CARMONA, A. Influence of *Arabidopsis thaliana* accessions on rhizobacterial communities and natural variation in root exudates. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 6, p. 1729-1742, 2009.
- MILLA, R.; DEL BURGO, A. V.; ESCUDERO, A.; IRIONDO, J. M. Kinship rivalry does not trigger specific allocation strategies in *Lupinus angustifolius*. **Annals of Botany**, v. 110, n. 1, p. 165-175, 2012.
- MILLA, R.; FORERO, D. M.; ESCUDERO, A.; IRIONDO, J. M. Growing with siblings: a common ground for cooperation or for fiercer competition among plants? **Biological Sciences**, v. 276, n. 1667, p. 2531-2540, 2009.
- MOMMER, L.; VAN RUIJVEN, J.; DE CALUWE, H.; SMIT-TIEKSTRA, A. E.; WAGEMAKER, C. A. M.; OUBORG, N. J.; BOGEMANN, G. M.; VAN DER WEERDEN, G. M.; BERENDSE, F.; DE KROON, H. Unveiling below-ground species abundance in a biodiversity experiment: a test of vertical niche differentiation among grassland species. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 5, p. 1117-1127, 2010.
- MOMMER, L.; VAN RUIJVEN, J.; JANSEN, C.; VAN DE STEEG, H. G.; DE KROON, H. Interactive effects of nutrient heterogeneity and competition: implications for root foraging theory? **Functional Ecology**, v. 26, n. 1, p. 66-73, 2011.
- MURPHY, G. P.; DUDLEY, S. A. Kin recognition: competition and cooperation in *Impatiens* (Balsaminaceae). **American Journal of Botany**, v. 96, n. 11, p. 1990-1996, 2009.
- MURPHY, G. P.; VAN ACKER, R.; RAJCAN, I.; SWANTON, C. J. Identity recognition in response to different levels of genetic relatedness in commercial soya bean. **Royal Society Open Science**, v. 4, n. 1, p. 160879, 2017.
- NINKOVIC, V. Volatile communication between barley plants affects biomass allocation. **Journal of Experimental Botany**, v. 54, n. 389, p. 1931-1939, 2003.
- NOVOPLANSKY, A. Picking battles wisely: plant behaviour under competition. **Plant, Cell & Environment**, v. 32, n. 6, p. 726-741, 2009.

PIERIK, R.; MOMMER, L.; VOESENEK, L. A. Molecular mechanisms of plant competition: neighbour detection and response strategies. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 841-853, 2013.

POORTER, H.; NIKLAS, K. J.; REICH, P. B.; OLEKSYN, J.; POOT, P.; MOMMER, L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, n. 193, p. 30–50, 2012.

RANKIN, D. J.; BARGUM, K.; KOKKO, H. The tragedy of the commons in evolutionary biology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, n. 12, p. 643-651, 2007.

RICHARDSON, A. E.; LYNCH, J. P.; RYAN, P. R.; DELHAIZE, E.; SMITH, F. A.; SMITH, S. E.; HARVEY, P. R.; RYAN, M. H.; VENEKLAAS, E. J.; LAMBERS, H.; OBERSON, A.; CULVENOR, R. A.; SIMPSON, R. J. Plant and microbial strategies to improve the phosphorus efficiency of agriculture. **Plant and Soil**, v. 349, n. 1-2, p. 121-156, 2011.

SACHS, T. Auxin's role as an example of the mechanisms of shoot/root relations. **Plant and Soil**, v. 268, n. 1, p. 13-19, 2005.

SEMCHENKO, M.; HUTCHINGS, M. J.; JOHN, E. A. Challenging the tragedy of the commons in root competition: confounding effects of neighbour presence and substrate volume. **Journal of Ecology**, n. 95, p. 252–260, 2007.

SEMCHENKO, M.; ZOBEL, K.; HUTCHINGS, M. J. To compete or not to compete: an experimental study of interactions between plant species with contrasting root behaviour. **Evolutionary Ecology**, v. 24, n. 6, p. 1433-1445, 2010.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, p. 237-257, 2008.

WANG, Z.; LI, Y.; DURING, H. J.; LI, L. Do clonal plants show greater division of labour morphologically and physiologically at higher patch contrasts?. **PLoS One**, v. 6, n. 9, p. e25401, 2011.

WEINER, J. Ecology-the science of agriculture in the 21st century. **The Journal of Agricultural Science**, v. 141, n. 3, p. 371-377, 2003.

WEINER, J.; ANDERSEN, S. B.; WILLE, W. K. M.; GRIEPENTROG, H. W.; OLSEN, J. M. Evolutionary Agroecology: the potential for cooperative, high density, weed-suppressing cereals. **Evolutionary Applications**, v. 3, n. 5-6, p. 473-479, 2010.

YOUNG, J. P. W. Sib competition can favour sex in two ways. **Journal of Theoretical Biology**, v. 88, n. 4, p. 755-756, 1981.

ZHANG, H.; FORDE, B. G. An arabidopsis MADS-box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. **Science**, n. 279, p. 407–409, 1998.

ZHU, L.; ZHANG, D. Y. Donald's ideotype and growth redundancy: A pot experimental test using an old and a modern spring wheat cultivar. **PLoS one**, v. 8, n. 7, 2013.